

Aus dem Fachbereich Angewandte Biologie
(Fachgebiet Obstbau)

und dem Strahlencentrum

der Justus Liebig-Universität Giessen

Untersuchungen über den Kohlenhydrathaushalt
und Transport in Veredlungskombinationen
von Malusunterlagen bekannter Wuchsstärke
unter Anwendung von ^{14}C und ^{32}P

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

im Fachbereich Angewandte Biologie
der Justus Liebig-Universität Giessen

eingereicht von

Dipl.-Ing. agr. Edgar Forche
geboren in Königsberg/Ostpreußen

Giessen 1972

Druck- und Verlagsanstalt
Werner Blasaditsch · 89 Augsburg · Theodor-Heuß-Platz 3 · Telefon (0821) 25563
Printed in Germany

Aus dem Fachbereich Angewandte Biologie
(Fachgebiet Obstbau)

und dem Strahlenzentrum

der Justus Liebig-Universität Giessen

Untersuchungen über den Kohlenhydrathaushalt und Transport
in Veredlungskombinationen von Malusunterlagen bekannter
Wuchsstärke unter Anwendung von ^{14}C und ^{32}P

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
im Fachbereich Angewandte Biologie
der Justus Liebig-Universität Giessen

eingereicht von
Dipl.-Ing. agr. Edgar Forche
geboren in Königsberg/Ostpreußen

Giessen 1972



Dekan: Prof. Dr. Dr. h. c. E. v. Boguslawski

Berichterstatter: Prof. Dr. W. Gruppe

Prof. Dr. W. Feucht

Prof. Dr. W. Höfner

Tag der mündlichen Prüfung: 15. September 1972

Die experimentellen Untersuchungen wurden im Strahlencentrum der Justus Liebig-Universität durchgeführt.

Die statistische Auswertung der Untersuchungsergebnisse erfolgte auf der EDV Anlage CD 3300 des 'Zentrums für Datenverarbeitung' der Justus Liebig-Universität Giessen.

Definitionen

dpm	= desintegrations per minute = Zerfälle/min
Holz	= Xylem und Mark
Holztrieb	= Holz und Rinde
Sproß, Trieb	= Holztrieb und Blätter
M XI, M VII, M IX, M 26	= <u>Malus</u> -Unterlagen der East Malling Reihe
A 2	= Apfelunterlagen der <u>Alnarp</u> -Reihe

Inhaltsangabe

	Seite
1. Einleitung	1
2. Pflanzenmaterial	4
3. Untersuchungen des Kohlenhydrathaushalts von Malusunterlagen nach Fütterung von ^{14}C -Glukose	6
3.1. Unveredelte Apfelunterlagen (Dochtfütterung) (darin umfangreiche Methodenbeschreibung)	6
3.2. Unveredelte Apfelunterlagen (Aufnahme durch den abgeschnittenen Stamm)	19
3.3. Zwischenveredelte Apfelunterlagen (Dochtfütterung)	21
3.4. Zwischenveredelte Apfelunterlagen (Aufnahme durch den abgeschnittenen Stamm)	24
3.5. Zusammenfassung der Ergebnisse nach Fütterung von ^{14}C -Glukose	26
4. Untersuchungen über den Kohlenhydrathaushalt nach $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung	28
4.1. Methoden	28
4.2. Ergebnisse Begasungszeitraum Juli	30
4.3. Ergebnisse Begasungszeitraum August	39
4.4. Zusammenfassung der Ergebnisse nach $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung	43
5. Untersuchungen über Transportgeschwindigkeiten mit ^{32}P	45
5.1. Einführung	45
5.2. Methoden	45
5.3. Ergebnisse an zwischenveredelten Apfelunterlagen	49
5.4. Ergebnisse an unveredelten Apfelunterlagen	54
5.5. Zusammenfassung der Ergebnisse der Untersuchungen mit ^{32}P	55
6. Diskussion	57
6.1. Beiträge zur Erforschung der Unterlagen/Reis Beziehungen	57
6.2. Beiträge zur Entwicklung von Selektionsmethoden in der Züchtung von Obstunterlagen	64
7. Zusammenfassung	71
Literaturübersicht	73
Anhang	81

1.

Einleitung

Die Edelsorten der Baumobstarten werden in der Regel durch Veredlung auf Unterlagen vermehrt. Es entstehen Bäume, die aus zwei - bei der Verwendung von Zwischenveredlungen aus drei - genetisch unterschiedlichen Individuen bestehen. Zwischen den Veredlungspartnern treten zahlreiche Wechselbeziehungen auf, die von erheblicher wirtschaftlicher Bedeutung sein können und von wissenschaftlichem Interesse sind.

Die Züchtung neuer Unterlagen - in Giessen für Kirsche und Apfel - wird durch den Mangel an geeigneten Frühselektionsmethoden erschwert. Wissenschaftlich und praktisch anwendbare Testmethoden auf bestimmte Eigenschaften ließen sich leichter entwickeln, wenn Prinzipien der gegenseitigen Beeinflussung von Unterlage und Reis bekannt wären.

Die meist zu große Wuchsstärke der Edelsorten ist ein schwerwiegendes wirtschaftliches Problem, man denke nur an Weltobstarten wie Mango, Pecan, Avokado, Olive u.a. oder unsere heimische Süßkirsche. Geeignete Unterlagen könnten das Wachstum auf ein wirtschaftlich vertretbares Maß reduzieren, was am Beispiel der verschiedenen Apfelunterlagentypen praktisch demonstriert wird. Sie boten sich als Modellpflanzen für die Untersuchungen über die Ursachen der gegenseitigen Beeinflussung der Wuchsstärke des Reises und der Unterlage an.

ROGERS und BEAKBANE (1957) gaben einen allgemeinen Überblick über den Stand der Erforschung der Unterlagen/Reis Beziehungen. FORCHE (1968) erstellte eine Übersicht über das zum Themenkreis neu Hinzugekommene.

Eine mehr auf die Praxis bezogene zusammenfassende Darstellung über die bisher bekannten und gebräuchlichen Unterlagen für die verschiedenen heimischen Obstarten gaben de HAAS und HILDEBRANDT (1967).

Als Schlußfolgerung aus dem bisher über die Unterlagen/Reis Beziehungen Bekannten ergab sich eine Einengung der Lösungsmöglichkeiten für die Frage der Beeinflussung der Wuchsstärke

eines Baumes durch die Wahl der Veredlungspartner auf drei Gebiete der Pflanzenphysiologie und eins der -pathologie:

1. Assimilation und Stoffwechsel
2. Transport der Assimilate und Wirkstoffe
3. Wachstumsregulatoren
4. Virusinfektion

Für unsere Fragestellung wichtig sind folgende Erkenntnisse: Die Unterlage hat einen größeren Einfluß auf die Wuchsstärke eines veredelten Baumes als das Reis. Dies wurde durch Austauschveredlungen wiederholt nachgewiesen (VYVYAN 1955, VYVYAN und MAGGS 1954, TRUSEVIC 1966, TUBBS 1966, SCHMADLAK 1969). Der Einfluß der Unterlage ist umso stärker, je länger der von ihr gebildete Stamm ist (SMITH und ROGERS 1960, TUBBS 1966, LIEBSTER 1968). Wird eine Zwischenveredlung aus einer wuchsregulierenden Unterlage gebildet, so ist ihre Wirkung etwa proportional zu ihrer Länge; allerdings ist sie nie so stark, als wenn auch die Wurzel aus dem gleichen Material besteht (GREGORY, 1956; SCHULZ, 1958; HILKENBÄUMER, 1959; LIER, 1967; ROBERTS und BLANEY 1967, LANGE 1969, LOCKARD und LASHEEN 1971). Einige Arbeiten aus dem Gebiet des Stoffwechsels wiesen auf die höhere Atmung pro Einheit lebendem Gewebe bei Wurzel starkwachsender Unterlagen und auf die Übertragung dieser Eigenschaft auf das aufveredelte Reis hin (BEAKBANE 1956, GLIEMEROTH 1964). Zudem liegt der Kompensationspunkt: Assimilation = Dissimilation bei Bäumen aus starkwachsenden Kombinationen relativ niedriger als bei schwachwachsenden (GLIEMEROTH 1962). Der hohe Anteil an parenchymatischem Gewebe in schwachwachsenden Apfelunterlagen wies ebenfalls auf eine gegenüber den starkwachsenden Typen qualitativ differierende Verwendung assimilierter Energie hin (BEAKBANE 1966 und 1967). Eine negative Korrelation zwischen dem Gehalt an reduzierenden Zuckern in den Blättern und der Wirkung der Unterlage auf die Wuchsstärke fanden DANA et al. (1963). Höhere Stärkeakkumulation bei Apfelunterlagenkallus aus schwachen Wuchs verursachenden Unterlagen beschrieben MESSER und LAVEE (1969) und SAAVEDRA (1971). Edelsorten sind in der Regel starkwachsend, da sie im allgemeinen nur auf Fruchtqualität und -quantität selektiert wurden.

Ihr Stoffwechsel ist also auf eine hohe Holzproduktion ausgerichtet. Aus der Notwendigkeit, Grundlagen für Selektionsmethoden der Züchtung schwächeren Wuchs verursachender Unterlagen für Obstbäume schaffen zu müssen, ergab sich die Aufgabenstellung dieser Arbeit.

Ein Ansatzpunkt für die praktischen Untersuchungen war die Überlegung, daß die Wirkung einer wuchsreduzierenden Unterlage an einer Stelle des Energiestoffwechsels des Reises eingreift, wo eine Umstimmung in Richtung auf geringere Holzproduktion möglich ist. Es galt, durch möglichst empfindliche Methoden schon an jungen veredelten Bäumchen die durch eine Unterlage induzierten Abweichungen von der Reaktionsnorm des Reises und ebenso die Wirkung des Reises auf die Unterlage vor allem bei der Xylembildung festzustellen.

Mit radioaktiv markierten Zuckern, die in den Stoffwechselkreislauf der Pflanzen eingeschleust werden, sollte die typische Verwendung von Assimilaten in verschiedenen Apfelunterlagen mit bekannter Wirkung auf die Wuchsstärke verfolgt werden. Dann sollten durch spezielle Zwischenveredlungen die Änderungen des Stoffwechsels festgestellt werden, die einmal durch die mechanische Störung der Pfropfung, zum anderen durch die Wechselwirkungen zwischen einerseits Unterlage und Reis und andererseits der Zwischenveredlungen hervorgerufen werden.

Aus den Ergebnissen dieser Untersuchungen ergab sich eine neue Arbeitshypothese, daß nämlich der Transport der Photoassimilate in den verschiedenen Unterlagen unterschiedlich sei.

Da dem Stamm bei der Unterlagenwirkung eine besondere Bedeutung zukommt, wurde die Geschwindigkeit des basipetalen Transports dort gemessen.

Die Ergebnisse der Arbeit sollten vor allem auf ihre Verwendbarkeit als Grundlagen für die Entwicklung von Selektionsmethoden der Unterlagenzüchtung diskutiert werden. Zum anderen wurden neue Erkenntnisse über die Mechanismen des Unterlageneffekts auf die Wuchsstärke von Pfropfsymbiosen erwartet.

2.

Pflanzenmaterial

Als Untersuchungsmaterial dienten die Malusunterlagen M XI, M VII und M IX, die im Laufe der Standjahre der Obstbäume jeweils relativ starken, mittleren und schwachen Wuchs der ihnen aufgepfropften Reiser bewirken (Bei der Bestimmung der Transportgeschwindigkeit im Phloem wurden außer den genannten noch die Unterlagen A 2 und M 26 benutzt, die in ihrer Wirkung auf die Wuchsstärke der Kombinationen zwischen M XI und M VII, bzw. zwischen M VII und M IX einzuordnen sind. ROGERS 1958, PRESTON 1965).

Die Pflanzen wurden im Winter 1968/69 als einjährige Abrisse, Stärke 7/9 mm, virusgetestet, von der Firma Burgmer, Straelen, bezogen.

Für Vorversuche wurde ein Teil der Bäumchen lediglich auf 30 cm über dem Wurzelhals zurückgeschnitten.

Zur Vorbereitung der Versuche über die Unterlagenwirkung stellten wir im Januar/Februar spezielle Handzwischenveredlungen her. Die entstehenden neun Varianten sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Tabelle 1: Varianten der zwischenveredelten Apfelunterlagen

Unterlagenstamm 20 cm Länge Reisstamm 10 cm Länge Unterlage und Reis	Zwischenveredlung (10 cm Länge)		
	XI	VII	IX
XI	1 XI XI XI	2 XI VII XI	3 XI IX XI
VII	4 VII XI VII	5 VII VII VII	7 VII IX VII
IX	7 IX XI IX	8 IX VII IX	9 IX IX IX

Die Varianten 1, 5 und 9 sind autoplastische Veredlungen, d.h. die ganze Pflanze besteht aus demselben genetischen Material. Die anderen Varianten sind homoplastisch, d.h. sie sind aus

artgleichem, aber genetisch verschiedenem Material zusammengesetzt (KRENKE 1933, zit. nach de HAAS und HILDEBRANDT 1967, S. 153 ff).

Von den Varianten 1 - 3 wurden je 80 Pflanzen hergestellt, von den übrigen je 20. Bei der Zwischenveredlung wurde darauf geachtet, daß die Anschnitte parallel lagen, damit die Länge überall 10 cm betrug.

Durch die spezielle Art der Zwischenveredlung, bei der Wurzel und Reis aus dem gleichen Material bestehen und durch die Wiederholung der entsprechenden Variationen mit den gleichen Unterlagen sollte eine physiologische Standardisierung erreicht werden. Die Größe des Einflusses der Wurzel und des Triebes mit den Blättern sollte gleich gehalten werden, so daß die Wirkung der Zwischenveredlung und der Veredlungsstellen getrennt für sich allein festgestellt werden könnte.

Die gepfropften Pflanzen wurden in Torf, der einmal im Monat mit 0,1 %iger Orthoeidlösung angefeuchtet wurde, bei Temperaturen um +3°C bis Ende April gelagert. HOWARD und HILDRETH (1963) hatten festgestellt, daß mit dieser Methode zum einen ein Vertrocknen der Veredlungen während der Frostperiode vermieden werden konnte, zum anderen an den Schnittstellen eine für das Verwachsen günstige Kallusbildung einsetzte.

Die Bäumchen wurden nach der Lagerung in Einheitserde in Plastik-töpfe (16 cm Durchmesser) getopft. Die Weiterkultur erfolgte unter Glas in einem kalten Frühbeet. Nach Austrieb der Knospen und der Entwicklung der ersten Blätter wurden alle Triebe bis auf einen entfernt.

Die Pflanzenverluste durch Nichtverwachsen der Veredlungsstellen betrugen nur etwa 4 %.

3. Fütterung von ^{14}C -Glukose

3.1.

Dochtfütterung an unveredelten Apfelunterlagen

Der Ansatzpunkt der Unterlagenwirkung auf die Wuchsstärke einer Veredlungskombination wurde auf dem Gebiet des Kohlenhydratstoffwechsels vermutet. Durch das Einschleusen und die Einbauanalyse eines markierten Zuckers, der in der Biochemie der Pflanzen eine zentrale Stellung einnimmt, sollte es möglich gemacht werden, den Stoffwechsel der verschiedenen Unterlagentypen zu charakterisieren. Änderungen, die durch Zwischenveredlungen hervorgerufen werden, sollten dann rasch und genau festgestellt werden können. ^{14}C -Glucose bot sich als wichtiger Baustein langkettiger Zellwandbestandteile an. Schon im Hinblick auf die Verwendbarkeit der Methode bei späteren Frühselektionen wurde ein möglichst einfaches Applikationsverfahren angewendet, das auch Serienanwendung ermöglicht. Die für kurative Zwecke benutzte Dochtfütterung von Lösungen bot sich für einen ersten Versuch an.

(Methoden)

3.1.1.

Vorbereitung der Versuchspflanzen

Je 12 M XI und M IX der auf 30 cm zurückgeschnittenen Unterlagen wurden im März 1969 getopft und in einer Pflanzenkabine mit regelbarem Klima aufgestellt. Die 14 h Zusatzbeleuchtung (Sylvania Gro-Lux-Leuchtstoffröhren) erzeugte in Pflanzenhöhe 10 000 Lux. Die Temperatur lag bei $+20^{\circ}\text{C}$, die relative Luftfeuchtigkeit betrug 60-70 %. Die Beleuchtungsstärke entspricht in diesen wie auch in folgenden Untersuchungen nicht dem vollen Tageslicht. Nach PRIESLEY (1969) wird durch reduzierte Beleuchtung der relative Unterschied der Unterlagen in Bezug auf Wachstum und Kohlenhydratstoffwechsel nicht wesentlich verändert. Bis auf die oberste wurden alle austreibenden Knospen der Unterlagen weggebrochen.

3.1.2.

Applikation der ^{14}C -Radioaktivität

Als der daraus entstandene Trieb im Durchschnitt 20 entfaltete Blätter hatte (nach 40 Tagen), wurden je Einzelpflanze 4 ml einer wässrigen ^{14}C -Glukoselösung (spezifische Radioaktivität 0,5 microCi/ml) über einen Docht in den Stamm gegeben. Dazu wurden 10 und 11 cm unter dem Triebansatz je ein Loch von 1 mm Durchmesser unter wasserbenetzung quer durch den Stamm gebohrt. Es wurde ein entfetteter nasser Baumwollfaden hindurchgezogen, dessen Enden

in ein an den Stamm geheftetes Gläschen gesteckt wurden. In dieses wurde die Glukoselösung pipettiert (Methode nach ROACH und ROBERTS 1945 und COMAR, 1955).

Das Stammstück mit dem Gläschen und den Bohrlöchern wurde mit einem oben und unten verschließbaren Plastikschauch überzogen, um die Verdunstung des Wassers zu vermindern.

Die Aufnahme der Radioaktivität erfolgte in ein bis zwei Stunden. Danach wurde zum Nachspülen fünfmal je 4 ml Wasser nachgefüllt. Docht und Gläschen wurden darauf entfernt und die Löcher in den Stämmchen verstrichen.

3.1.3.

Bestimmung der nicht aufgenommenen Radioaktivität

Die in den Gläschen und den Dochten verbliebene Radioaktivität wurde bestimmt, indem Dioxan-Scintillator (siehe weiter unten) direkt in die Gläschen mit den darinliegenden Dochten gegeben wurde. Diese wurden dann in die für den liquid scintillation analyser passende Probengläschen gestellt. Die tatsächliche Radioaktivität in Zerfällen pro Minuten (dpm) wurde mit Hilfe eines internen Standards bestimmt.

Dioxan Scintillator: Zur Bestimmung der Radioaktivität wasserhaltiger Lösungen (bis 20 % H_2O):

PPO	7,0 g
Dimethyl POPOP	0,3 g
Naphtalin reinst.	100,0 g
Dioxan reinst.	bis zu 1 Ltr.

3.1.4.

Ernte und Zerlegung der Pflanzen

Nach 20 Tagen wurden die Pflanzen geerntet. Der Sproß wurde in 6 Teile zerlegt: Blätter, Triebspitze, Triebmitte (Holz und Rinde) und Triebbasis (Holz und Rinde). Die Längenunterteilung erfolgte nach gleicher Nodienzahl/Triebteil.

Der Stamm wurde in drei Teilstücke zerlegt; in ein Stammstück bis 1 cm oberhalb der Bohrlöcher, einem Stück bis 1 cm unterhalb der Bohrlöcher und dem Stammstück bis zum ersten Wurzelansatz.

3.1.5.

Gefriertrocknung

Die Einzelteile wurden frisch gewogen und dann sofort in eine auf -50°C vorgekühlte Gefriertrocknungsanlage gepackt (Modell L 2, Wkf Gesellschaft, Bradau b. Darmstadt). Die Trocknung erfolgte in etwa 80 Stunden. Gegen Ende der Trocknungszeit wurde die Temperatur der Teller, auf denen das Trockengut lag, bis auf $+30^{\circ}\text{C}$ erhöht, zum einen um eine völlige Trocknung zu erreichen, zum anderen, um das Beschlagen der sonst unterkühlten Pflanzen nach dem Herausnehmen zu verhindern.

Das Gewicht der Pflanzenteile wurde auf einer Waage, die ein Ablesen von 0,1 mg gestattet, bestimmt. Die Werte wurden auf mg aufgerundet. (Die sehr lang erscheinende Trocknungszeit in der Gefriertrocknungsanlage für verholztes Pflanzenmaterial bis zur Gewichtskonstanz wurde durch eine Testreihe mit Zeitsteigerungsstufen von 10 h ermittelt. Die weitere Überprüfung erfolgte mit Silicagelperlen mit Kobaltchloridindikator)

3.1.6.

Mahlen

Die völlig trockenen Pflanzenteile wurden mit einer Mikroschnellmühle (Hersteller: Retsch, Haar) staubfein gemahlen. Bei den Stammteilen (und Wurzeln) erfolgte eine Vorzerkleinerung in einer geschlossenen Schlägermühle. Es wurde dann nur ein aliquoter Teil weitervermahlen.

Die Aufbewahrung des Mahlgutes erfolgte in Reganzgläsern, die mit Plastikfilm (Hersteller: American Can Company) verschlossen wurden. Um stets Material gleichen Trocknungsgrades zur Verfügung zu haben, wurde vor jeder Entnahme einige Stunden im Vakuumtrockenschrank nachgetrocknet.

3.1.7.

Verbrennung nach Schöniger zur Bestimmung der spezifischen Radioaktivität der Baumteile.

Zur Feststellung der spezifischen Radioaktivität der Pflanzenteile wurden je 50 mg des Mahlgutes in ein Stückchen doppelagiges Zellstoffpapier gepackt. Das höchstzulässige Gesamtgewicht des zu verbrennenden Materials war 150 mg. Diese Probe wurde in einen gasdichten 1 l Glaskolben auf einem Platinnetz in Sauerstoffatmosphäre verbrannt. Die Zündung erfolgte mit einem Hochspannungsfunken.

Die Absorption des entstandenen CO_2 und $^{14}\text{CO}_2$ erfolgte in 15 ml eines Äthanolamin/Methanol Gemisches (12/88), das sich während der Verbrennung von außen gekühlt (Kühlgemisch Äthanol mit flüssigem N_2) in einem Verlängerungsstutzen des Verbrennungskolben befand. Zur Absorption wird der Kolben der Kühlflüssigkeit entnommen und waagrecht in eine sich drehende Scheibe gesteckt. Es konnten insgesamt 20 Kolben in einer Serie benutzt werden. Durch die ständige Drehung ist die Innenwand des Kolbens stets mit Absorptionslösung benetzt. Nach 45 min. sind bei dieser Menge der verbrannten organischen Substanz etwa 98 - 99 % der Radioaktivität absorbiert. (Ein Test erfolgte mit Standardlösung in einer Zeitsteigerungsreihe).

Nach einer Stunde wurde aus den Kolben 5 ml der Absorptionslösung entnommen und zusammen mit 10 ml Scintillationsgemisch in Proben-
gläschen im Philips Flüssigkeitsscintillationszähler gemessen.

Toluol-Scintillator für die Bestimmung der ^{14}C -Radioaktivität wasserfreier Proben, z.B. nach der Schöniger Verbrennung:

PPO	7,0 g
Dimethyl POPOP	0,6 g
Toluol reinst.	1000 ml

3.1.8.

Bestimmung der spezifischen Radioaktivität

Die Messung der Radioaktivität der verarbeiteten Proben erfolgte in einem 'Philips liquid scintillation analyser' Baujahr 1970. Einstellung: Fenster von 40 bis unendlich, Abschwächung $2^{2,2}$, Meßzeit 10 min. oder bis zur Impulszahl von 9×10^5 .

Nach der Programmierung des eingebauten Computers mit den Daten einer mit Hilfe von internen Standards und dem Kanalverhältnis eines externen Standards vorher bestimmten Quenchkorrekturkurve wurden die Meßergebnisse in dpm (Zerfälle pro min.) ausgegeben.

3.1.9.

Bestimmung der Radioaktivität einiger Inhaltsstoffe

Die ^{14}C -markierten Inhaltsstoffe wurden in einige Fraktionen aufgeteilt, wobei die Zucker im Vordergrund standen.

Übersicht

Fraktion 1 (Alkoholextrakt): leicht lösliche und in der Pflanze bewegliche, stets verfügbare Zucker, hauptsächlich Mono-, Di- und Trisaccharide (dabei auch die Aminosäuren und andere leicht lösliche Stoffe). (Methode aus BELOSERSKI, PROSKURJAKOW 1956, S. 48).

Fraktion 2 (Extrakt mit heißem Wasser): Darin befinden sich Polysaccharide vom Typ der Stärke und der Pektine; letztere sind wichtige Bestandteile der Primärwände der Pflanzenzelle.

Methode nach JERMYN (1956).

In Vorversuchen wurde festgestellt, daß der Anteil an der Gesamtradioaktivität, der in der Stärke nachgewiesen werden konnte, unter 1 % lag, so daß auf eine Einzelbestimmung nur für die Stärkefraktion verzichtet wurde (Wiederholung des Stärketests nach der Gewinnung der Stärke nach der Methode von MAC RAE (1971)).

Erfassung wichtiger Zellwandbestandteile:

Fraktion 3 (Rückstand aus einer Extraktion mit NaClO_2). Im Rückstand befindet sich die sog. Holocellulose. Sie umfaßt die Hemicellulosen (Polyuronid- und Cellulosenanteil) und die Cellulose. (Methode nach KLAUDITZ, 1957).

Fraktion 4 (Rückstand aus einer Extraktion der Holocellulose mit KOH). Im Rückstand befindet sich die Cellulose.

Fraktion 5 (Lignin). Der Teil der Radioaktivität, der die Markierung des Lignin ausmachte, wurde aus der Differenz der Summe der Radioaktivität aller übrigen Fraktionen bis 100 % berechnet. Versuche der Ligninbestimmung mit der Methode nach Klason (FREUDENBERG, 1954) ergaben unbefriedigende Resultate. Vor allem ließ sich eine vollständige Auswaschung der Schwefelsäure nicht ohne unkontrollierbare Verluste an Lignin durchführen.

Die errechneten Werte für die im Lignin enthaltene Radioaktivität lagen prozentual etwas über den gravimetrisch bestimmten Ligninanteilen des Holzes anderer Laubbäume (KÜRSCHNER 1955, KÜRSCHNER und POPIK 1962).

Die Durchführung der Fraktionierungen

3.1.9.1.

Alkoholextrakt

Parallel wurden je 100 mg des feingepulverten Pflanzenmaterials in dickwandige Reagenzgläser gegeben und mit etwa 15 ml Äthanol (80 %ig, mit NaHCO_3 auf etwa pH 8 eingestellt) aufgeschwemmt und über Nacht in einem Schüttelbad bei 20°C extrahiert.

Nach Zentrifugieren (2500 g, 20 min) wurde der Überstand in 250er Erlenmeyer abgesaugt. Der Rückstand wurde mit heißem Alkohol aufgeschwemmt und 8 h im Schüttelbad bei 65°C extrahiert. Eine dritte Extraktion erfolgte wiederum über Nacht, danach wurde noch zweimal mit Alkohol nachgewaschen. Extrakte und Waschalkohol wurden vereinigt und der Gesamtextrakt im Rotationsverdampfer eingeeengt und in einem Meßkolben auf 25 ml aufgefüllt.

Die Radioaktivität eines aliquoten Teiles (2 ml) wurde in Dioxan-Scintillationsbestimmung (s. Dioxan-Scintillator und liquid scintillation analyser) bestimmt.

Zur Prüfung auf ausreichende Extraktion wurden 10 Proben aus unterschiedlichen Pflanzenteilen 24 h mit 80 % Alkohol nochmals im Schüttelbad bei 40°C extrahiert und die Radioaktivität bestimmt. Sie betrug 0,23 bis 1,79 % des gesamten Alkoholextraktes ($\bar{x}$ bei 0,96 %).

Die Fehling Reaktion war nur in zwei Fällen schwach positiv.

3.1.9.2.

Heißwasserextrakt

Der Rückstand der Alkoholextraktion wurde mit heißem entsalztem Wasser (pH etwa 6) aufgeschwemmt und 8 h im Schüttelbad bei 99°C extrahiert. Die Extraktion wurde über Nacht wiederholt. Darauf wurde noch zweimal mit heißem Wasser gewaschen. Der gesammelte Extrakt wurde wie der Alkoholextrakt weiterbehandelt.

Zur Prüfung auf ausreichende Extraktion wurden 10 Proben nochmals mit 12 h mit Wasser bei 99°C extrahiert. Die Restaktivität lag zwischen 1,48 und 2,30 % der Radioaktivität des gesamten Extrakts.

Die Rückstände erbrachten nach dem Jodstärke-Test negative Reaktion. Die Prüfung der Extrakte auf Uronsäuren ergab mit Naphtoresorcin keine oder nur sehr schwache Reaktionen.

3.1.9.3.

Gewinnung der Holocellulose (Cellulose und Hemicellulose)

Der Rückstand der Wassereextraktion wurde einmal 6 h und einmal über Nacht mit 8-%iger Natriumchloritlösung (angesäuert mit 1,5 % Essigsäure) aufgeschwemmt und im Schüttelbad bei 40° extrahiert. (Methode in Anlehnung an KLAUDITZ 1957 und JENSEN 1962, S. 186). Der Rückstand einer der Parallelen wurde auf ein Filterscheibchen gespült und mit NaClO_2 -Lösung, dann mit 50 %igen Alkohol, zum Schluß mit Chloroform gewaschen.

Die Bestimmung der Radioaktivität erfolgte nach Trocknung und Verbrennung der Filterscheibchen mit dem Rückstand im 'Schöniger Verfahren' (s. Scintillatoren und liquid scintillation analyser). Die Prüfung der Holocellulose auf Lignin erfolgte mit Phloroglucin-Reagenz und verlief nach der oben genannten Extraktionszeit negativ.

Bei Versuchen zur Ermittlung der optimalen Behandlungszeit wurden zwar schon nach 2 h Extraktion die ersten Proben gefunden, die frei von Lignin waren, aber das Xylem der Triebbasis und des Stammes vor allem aber der Wurzel verlangten etwa 10 h.

3.1.9.4.

Entfernung der Hemicellulosen

Die Gewinnung von reiner Cellulose erfolgte durch Behandlung der Holocellulose mit 5-%iger NaOH unter Luftabschluss bei 20°C (nach KLAUDITZ 1957). Es wurde 6 h mit einmaligem Wechsel der NaOH extrahiert. Die Extraktionszeit von 6 h wurde durch eine Vorversuchsreihe mit halbstündiger Probeentnahme ermittelt. Der Rückstand wurde auf ein Filterpapierscheibchen gespült.

Zunächst wurde mit 1 % NaOH und dann mit entsalztem Wasser bis etwa pH 7-8 des Waschwassers gewaschen.

Die Papierscheibchen wurden mit dem Rückstand getrocknet und im Schöniger Kolben verbrannt. Die Bestimmung der Radioaktivität erfolgte dann wie bereits beschrieben.

Ergebnisse der Untersuchungen an unveredelten Unterlagen nach
Dochtfütterung von ^{14}C -Glucoselösung

Tabelle 2:

Maße und Gewichte der Sprosse unveredelter Apfelunterlagen nach
60 Tagen Vegetation in einer Klimakammer

	M XI		M IX		
Trieblänge in cm	70,8		68,6		-
Blattzahl	41,1		32,5		***
Triebtrockenm. in g	12,8		10,9		*
Pflanzenteil	absolut	%	absolut	%	
Blatttrockenm. in g	7,3	57,5 ***	6,9	63,2 ***	
Triebspitze " "	0,6 ***	5,0 ***	0,9 ***	8,3 ***	
Holz Mitte " "	1,1 **	8,6 -	0,9 **	8,2 -	
Rinde Mitte " "	0,8 -	6,5 -	0,7 -	6,1 -	
Holz Basis " "	1,9 **	14,8 ***	1,0 **	8,9 ***	
Rinde Basis " "	1,0 **	7,6 **	0,6 **	5,3 **	
Summe	12,7	100,0	11,0	100,0	
Holz/Rinde Mitte	1,35 -		1,32 -		
Holz/Rinde Basis	1,96 ***		1,69 ***		

- statistisch nicht gesichert
- * gesichert $P \leq 5 \%$
- ** signifikant gesichert $P \leq 1 \%$
- *** hoch signifikant gesichert $P \leq 0,1 \%$

3.1.10.

Ergebnisse der Untersuchungen an unveredelten Unterlagen nach Dochtfütterung von ^{14}C -Glukoselösung

3.1.10.1.

Maße und Gewichte

Bis zum Zeitpunkt der Ernte, nach 60 Tagen Vegetation, ergab sich zwischen den einjährigen unveredelten Unterlagen M XI und M IX kein Unterschied in der Trieblänge. Die Differenzen in der Blattzahl und damit der Internodienlänge, 1,73 zu 2,11 cm, sind wohl wuchstypisch. Die Trockenmasse der Blätter war nicht unterschiedlich, wohl aber das Trockengewicht des Gesamtsprosses, 12,8 zu 10,9 g. Bei M XI wurden also mit der gleichen Blattmasse 17 % mehr Sproß Trockenmasse schon in diesem kurzen Untersuchungszeitraum gebildet. Der Mehrzuwachs war am deutlichsten am Xylem der Basis des Triebes. Hier konnten auch gesicherte Unterschiede im prozentualen Anteil am Gesamtsproß festgestellt werden mit 14,8 zu 8,9 %. Durch den stärkeren Zuwachs am Xylem ist an der Basis der Triebe von M XI das Holz/Rinde-Verhältnis höher als bei M IX (1,96 zu 1,69 %). In der Mitte des Sprosses ist es dagegen bei beiden Unterlagen gleich. Die Bestimmung der Trockensubstanz ergab nur bei den Blättern gesicherte Differenzen mit 30,9 % bei M XI und 32,6 % bei M IX. Zu diesem Kapitel siehe auch Tabelle 2.

3.1.10.2.

Die Verteilung der Radioaktivität im Sproß

Etwa die doppelte Menge an Radioaktivität konnte im Sproß von M XI gegenüber dem von M IX festgestellt werden. Die spezifische Radioaktivität war in dieser Untersuchung nur in zwei Teilen des Sprosses unterschiedlich: in der Spitze, $1,8 \times 10^3$ zu $1,2 \times 10^3$ dpm/100 mg und in der Rinde der Basis $15,6 \times 10^3$ zu $9,1 \times 10^3$ dpm/100 mg jeweils für M XI und M IX.

Die Verteilung auf die Sproßteile war hochsignifikant unterschiedlich. So waren in den Blättern von M XI 35 %, in M IX dagegen 50 % der Gesamtaktivität des Sprosses. Die Triebspitze und Mitte hatten bei beiden Typen etwa den gleichen Anteil. In der Basis des Sprosses treten die Unterschiede wieder hoch signifikant auf, 57 zu 41 % der Sproßaktivität. Bei dem Verteilungsverhältnis Holz/Rinde konnte kein Unterschied zwischen den beiden Unterlagen

festgestellt werden. Zur Verteilung der Radioaktivität im Sproß siehe auch Tabelle 3.

Tabelle 3:

Verteilung der Radioaktivität im Sproß unveredelter Apfelunterlagen 20 Tage nach Applikation von ^{14}C -Glukose in den Stamm

Pflanzenteil	M XI		M IX		
	dpm absolut $\times 10^3$	%	dpm absolut $\times 10^3$	%	
Blätter	353	35,0	278	49,6	***
Triebspitze	12	1,2	11	2,0	**
Holz Mitte	40	4,0	22	3,8	-
Rinde Mitte	34	3,3	18	3,2	*
Holz Basis	432	42,8	182	32,4	***
Rinde Basis	140	13,7	50	9,0	***
Summen	1011	100,0	561	100,0	***
% der Futtermenge	22,8		12,7		
Holz/Rinde Mitte	1,2		1,2		-
Holz/Rinde Basis	3,3		3,7		-

*** = hoch signifikant gesichert mit $P \leq 0,1 \%$

** = signifikant gesichert mit $P \leq 1 \%$

* = gesichert mit $P \leq 5 \%$

- = nicht gesicherte Unterschiede

Zur Verteilung der gesamten eingesetzten Radioaktivität wurden nur wenige Stichproben durchgemessen.

In Fütterungsgläschen und Docht hatten sich durchschnittlich noch etwa 10 % der verabreichten Radioaktivitätsmenge befunden. Im Stamm von M XI wurden 36 %, im Stamm von M IX rund 50 % der angebotenen Radioaktivität wieder gefunden. Da die Wurzel nicht untersucht wurde, kann über den Verbleib des Restes (rund 31 bzw. 24 % der Gesamtaktivität) keine genaue Auskunft gegeben werden. Der physikalische Meßfehler, bedingt durch die Statistik des radioaktiven Zerfalls des ^{14}C lag für diese Untersuchung zwischen 1,6 und 1,8 %.

3.1.10.3.

Verteilung der Radioaktivität auf Fraktionen

Der prozentuale Anteil der Radioaktivität, der im Alkoholextrakt aller Sproßteile gefunden wurde, differiert nicht zwischen den beiden untersuchten Unterlagentypen. Fast das gleiche Bild ergab sich für den Heiß-Wasserextrakt. Hier waren in der Rinde der Basis bei M XI 23,7 % der Radioaktivität, bei M IX dagegen 28,7 % zu finden. Bei der Verrechnung der Summe der Radioaktivität aus dem Alkohol und dem Wasserextrakt ergaben sich noch gesicherte Differenzen bei der Spitze, 68,7 zu 75,3 % und im Holz der Triebmitte, 38,2 zu 46,2 %.

Bei der Triebspitze war dann der Unterschied in der markierten Holucellulose hochsignifikant zu sichern (28,4 zu 18,7 %), ebenso im Holz der Triebmitte (29,8 zu 20,6 %). Die Basis zeigte hier keine Unterschiede, auch nicht im Anteil der markierten reinen Cellulose. Hierzu auch Tabelle ⁴.

3.1.11.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Beim Vergleich von unveredelten M XI und M IX konnten zunächst folgende, für ihre Unterlagenwirkung möglicherweise wichtige Unterschiede gesichert festgestellt werden: Mit gleicher Blatt-trockenmasse kann eine starkwachsende Unterlage mehr Gesamt-

Tabelle 4:

Verteilung der Radioaktivität auf chemische Fraktionen in den Sprossen unveredelter Apfelunterlagen 20 Tage nach Fütterung von ^{14}C -Glukose in den Stamm

% der spezifischen Radioaktivität					
	Alk. Extr.	H ₂ O Extr.	Holocell.	Rest	Hemi. Cell.
Blätter M XI	53,1	22,8	- 1)	24,1	1)
M IX	57,1	25,0	- 1)	17,9	
Triebsp. M XI	46,1	22,6	28,4***	3,0	14,2
M IX	47,7	27,6	18,7	6,0	15,5
Holz Mitte XI	21,5	16,7**	29,8**	32,0	16,7
M IX	24,5	21,7	20,6	33,2	14,9
Rinde Mitte M XI	40,1	33,8	16,1	10,0	1)
M IX	37,5	36,2	16,7	9,6	
Holz Basis M XI	7,0	14,1	50,2	28,7	15,3
M IX	6,8	15,7	50,7	26,7	15,3
Rinde Basis M XI	10,3	23,7***	23,7	42,3	1)
M IX	10,1	28,7	20,3	40,9	

1) nicht untersucht

*** = hoch signifikant gesichert mit $P \leq 0,1 \%$

** = signifikant gesichert mit $P \leq 1 \%$

sproßtrockenmasse bilden. Wuchsunterschiede zeigten sich vor allem bei der Holzproduktion der Basis des Triebes. Radioaktiv markierter Zucker wurde unterlagentypisch verteilt: Die Aufnahme über einen Docht durch den Stamm in den Sproß war bei M XI höher als bei M IX. Die Spitze und die Rinde der Basis war bei der stärkeren Wuchs verursachenden Unterlage spezifisch höher markiert als bei der schwächeren Wuchs bewirkenden. Die Blätter von M XI enthielten einen geringeren, das Holz der Sproßbasis dagegen einen höheren relativen Anteil an der gesamten Radioaktivität des Sprosses. Die Verteilung der Radioaktivität auf einige wichtig erscheinende Gruppen von Inhaltsstoffen zeigte kaum Unterschiede. Nur in den oberen Triebteilen war bei M XI mehr Holocellulose markiert als bei M IX, was sich im umgekehrten Ergebnis für den Heißwasserextrakt für diese Teile wiederholt.

Mit diesen Untersuchungen war eine erste Basis auf methodischem Gebiet und ein weiterer Einblick in die Verhaltensnormen unveredelter Unterlagentypen gewonnen.

3.2.

Untersuchungen an unveredelten Apfelunterlagen mit Aufnahme von ^{14}C -Glukoselösung durch den abgeschnittenen Stamm

Die Ergebnisse der vorhergehenden Untersuchung ließen vermuten, daß auch schon kürzere Zeit nach der Applikation des markierten Zuckers die typischen Verteilungsmuster in den Sprossen der verschiedenen Unterlagen zu erfassen sein müßten. Auch sollte die Einschleusung der Radioaktivität noch vereinfacht werden.

3.2.1. Methode

Ende April wurde der Sproß unveredelter Unterlagen der Typen M XI, M VII und M IX bis auf eine Blattknospe zurückgeschnitten und im Gewächshaus eintriebig weiterkultiviert. Auf diese Weise sollte homogeneres Pflanzenmaterial als das der ersten Untersuchung herangezogen werden. Nach 40 Tagen hatten die Pflanzen wiederum etwa 20 Blätter gebildet. Je 6 möglichst gleichstarke Bäumchen jeden Unterlagentyps wurden nun 10 cm unter dem Triebansatz unter Wasser abgeschnitten, in Reagenzgläser mit 2 ml einer ^{14}C -Glukose-Lösung (spez. Aktivität 0,5 microCi/ml) gesteckt und in der Pflanzenkabine aufgestellt. Die Aufnahme der Lösung erfolgte rasch und gleichmäßig innerhalb 10 Min. Es wurde dann Wasser nach Bedarf nachgefüllt. Hierbei war zu beobachten, daß M XI etwa $1/4$ mehr Wasser verbrauchte als M IX.

Nach 48 h wurden die Pflanzen geerntet und zerlegt. Der Teil des Stammes, der in der Flüssigkeit gesteckt hatte, wurde verworfen. Wir erhielten die Pflanzenteile: Blätter, Triebspitze, Holz der Basis und Rinde der Basis. Die Aufbereitung erfolgte wie in der ersten Untersuchung beschrieben.

3.2.2.

Ergebnisse

Die Pflanzen dieser Untersuchung waren etwa gleich groß und ihre Triebe hatten, wahrscheinlich wegen der zu geringen Anzahl von Versuchspflanzen/Gruppe, keinen statistisch zu sichernden Unterschied in der Trockenmasse. Auch in der aufgenommenen Menge der Radioaktivität konnte kein Unterschied gesichert werden. Es bestand allerdings die Tendenz zu abnehmender Trockenmasse und auch geringerer Flüssigkeits- und damit auch Radioaktivitätsaufnahme

Tabelle 5:

Verteilung der Radioaktivität im Trieb von Unterlagen nach Aufnahme von ^{14}C -Glukose über den abgeschnittenen Stamm

	M XI	M VII	M IX	
Triebtrockenm. in g	2,6	2,3	2,1	-
dpm* im Trieb $\times 10^6$	319	311	286	-
davon % im Blatt	78,1	81,3	85,2	***
davon % i.d. Spitze	10,2	8,4	8,5	-
davon % im Holz d. Basis	7,6	6,0	3,3	***
davon % in Rinde " "	4,2	4,3	2,9	*
Summe	100,1	100,0	99,9	
Holz/Rinde	1,85	1,46	1,15	**

* dpm = desintegrations per minute = Zerfälle / min

von M XI über M VII zu M IX. Der Anteil der im Sproß nachzuweisende Radioaktivität an der angebotenen Menge betrug für M XI : M VII : M IX - 14,4 : 14,0 : 12,9 %.

Unterschiede zeigten sich in der Verteilung der Radioaktivität auf den gesamten Trieb. Sie konnten für den Anteil der Blätter und des Holzes hoch, für den der Rinde schwach gesichert werden.

Bei dem Verteilungsverhältnis Holz/Rinde der Basis erreichten wir ein ähnliches Ergebnis wie in der ersten Untersuchung, allerdings war hier nur der Unterschied zwischen M XI und M IX nach dem multiple range Test zu sichern ($P \leq 1\%$).

Vorhergehende Untersuchungen an wenigen Pflanzen hatten ergeben, daß 6 Stunden nach der ^{14}C -Glucose-Fütterung fast die gesamte in den Trieb aufgenommene Radioaktivität sich in den Blättern befand: (M XI: 93,4 %, M VII: 95,0 %, M IX: 96,2 %).

3.3.

Untersuchungen an zwischenveredelten M XI (Dochtfütterung der ^{14}C -Glukose)

3.3.1. Methode

Ende April 1969 wurden je 15 zwischenveredelte Bäumchen der Gruppen 1-3 in die Gewächskabine gebracht. Die Klimabedingungen waren die gleichen wie bei der ersten Untersuchung. Die Pflanzen wurden ungefähr 60 Tage kultiviert. Es handelte sich dabei um Bäumchen, deren Wurzel und Reis aus M XI bestanden und nur die Zwischenveredlungen durch die drei untersuchten Unterlagen variiert waren. Da sie zum Austrieb auch noch die Verwachsungen an den doppelten Pfropfstellen verkraften mußten, waren die Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen beträchtlich, so daß eine Versuchsdurchführung nicht angeraten schien. Deswegen wurden je 12 Pflanzen ausgewählt, die etwa gleichen Entwicklungsstand erreicht hatten. Bei diesen wurde der Sproß bis auf drei Blätter eingekürzt. Von den sich aus den Blattachselknospen entwickelnden Trieben wurde der obere belassen, die alten Blätter wurden entfernt. Die sich dann entwickelnden eintriebigen Pflanzen waren recht uniform.

Mitte August, nach 40 Tagen Kultur, waren Triebe von etwa 20 Blättern vorhanden. Jetzt wurde über einen Docht je 10 Pflanzen ^{14}C -Glukose-Lösung (4 ml, spez. Akt. 1 microCi/ml) zur Aufnahme angeboten (gleiches Verfahren wie bei der ersten Untersuchung), wobei die Fütterung mittels Docht in das Stammstück oberhalb der Zwischenveredlung erfolgte. Es sollte damit eine unterschiedliche Aufnahme verhindert werden, die durch unterschiedliches Gewebe der verschiedenen Unterlagen hervorgerufen werden könnte; ferner könnte auch durch die Zwischenveredlung der acropetale Transport behindert werden, was hier nicht geprüft werden sollte.

Die Behandlung und Ernte erfolgte dann wie bei der ersten Untersuchung. Hier war der Stamm allerdings in 'den Stamm oben' (mit den Bohrlöchern), die Zwischenveredlung mit den Veredlungsstellen und die Stammbasis geteilt. Ferner sollte noch die Wurzel erfaßt werden. Bei dieser wurde die anhaftende Erde abgewaschen, was zu unkontrollierbaren Verlusten an Wurzelmaterial führte und wie sich bei der Auswertung herausstellte, ein genaues Untersuchungsergebnis unmöglich machte.

Tabelle 6:

Die Verteilung von ^{14}C -Radioaktivität in Sprossen zwischenveredelter Apfelunterlagen des Typs M XI (Dochtfütterung)

Pflanzenteil	Zwischenveredlung					
	M XI dpmx10 ³	%	M VII dpmx10 ³	%	M IX ₃ dpmx10 ³	%
Blätter	604	41,5	562	41,9	510	42,1
Triebspitze	22	1,7	23	1,8	20	1,7
Holz Basis	586	39,9	575	39,8	498	39,2
Rinde Basis	249	16,9	229	16,5	220	17,0
Summen	1461	100,0	1389	100,0	1248	100,0
% d. Futtermenge	32,2		31,2		28,2	

- = statistisch nicht zu sichernde Unterschiede

Tabelle 7:

Die Verteilung von ^{14}C -Radioaktivität in Sprossen zwischenveredelter M XI auf chemische Fraktionen (Dochtfütterung)

		Zwischenveredlung					
		Alk.%	H ₂ O%	Holocell.%			Hemi.%
Holz	Triebbasis	M XI 9,5	4,6	56,1	-		21,6
		M VII 9,6	4,7	55,5	-		21,0
		M IX 9,9	4,6	54,2	-		22,2
Rinde	"	M XI 31,9	13,4	29,3	-		/
		M VII 29,7	14,0	28,7	-		/
		M IX 32,7	12,7	29,4	-		/

Blätter und Triebspitze wurden nicht chemisch fraktioniert.
Die Radioaktivität der Hemicellulose der Rinde der Triebbasis wurde nicht bestimmt.

3.3.2. Ergebnisse

3.3.2.1. Trockenmasse

Gegenüber dem Standard der autoplastischen Veredlung (XI XI XI) hatten die beiden anderen Zwischenveredlungen in diesem Alter und Entwicklungsstadium keinen zu sichernden Einfluß auf die Trockenmassenproduktion oder die Trieblänge.

3.3.2.2. Gesamtradioaktivität

Beim Vergleich der Mittelwerte konnte allerdings bei einigen Ergebnissen ein Trend zu dem entsprechend zu erwartenden Wuchs beobachtet werden: So waren zum Beispiel die im Sproß nachgewiesenen Mengen an Radioaktivität bei Zwischenveredlung M XI $1,46 \cdot 10^6$, bei Zwischenveredlung M VII $1,39 \cdot 10^6$ und bei der Zwischenveredlung M IX $1,25 \cdot 10^6$ dpm, was Anteilen von 32,2 : 31,2 : 28,2 % der applizierten Radioaktivitätsmengen entspricht (s. Tab. 6).

3.3.2.3. Verteilung der Radioaktivität

Der relative Anteil der Radioaktivität der Blätter an der Gesamtktivität des Sprosses wurde ebensowenig verändert wie der Anteil der Triebbasis.

Auffallend war der gegenüber dem Unterlagenstamm etwas höhere Gehalt an Radioaktivität der Zwischenveredlung aus M VII und M IX, bei einigen Pflanzen. Auf Grund der starken Streuung der Ergebnisse konnten die Unterschiede allerdings nicht gesichert werden.

Die Verteilung der Radioaktivität auf die verschiedenen Fraktionen wurde ebenfalls nicht durch die verschiedenen Zwischenveredlungen beeinflusst (s. Tabelle 7).

Nur bei der spezifischen Markierung der Holocellulose konnte ein Trend in Richtung auf stärkere Holocellulosebildung im Xylem des Triebes aus M XI bei stärkeren Wuchs verursachenden Zwischenveredlungen festgestellt werden. (Standard 56 %, M VII 55,5 %, M IX 54,1 % der spezifischen Radioaktivität des Holzes der Triebbasis.)

3.4.

Untersuchungen an zwischenveredelten Apfelunterlagen des Typs M XI (Aufnahme der Radioaktivität durch den abgeschnittenen Stamm)

Neben den bisher untersuchten Verteilungen sollten im folgenden Versuch auch der Einfluß der Zwischenveredlung auf die acropetal transportierte Menge der ^{14}C Glucose erfaßt werden.

Untersuchungen von BUKOVAC (1957), BUKOVAC et al. (1958) und DANA et al. (1963) hatten ergeben, daß sich mineralische Nährstoffe in den Veredlungsstellen und Zwischenveredlungen von Obstbäumen anhäufen. Dies wurde einmal auf gestörten Transport, zum anderen auf erhöhte Stoffwechseltätigkeit in diesen Pflanzenteilen zurückgeführt.

Es sollte überprüft werden, ob auch Zucker sich ähnlich verhalten würde.

3.4.1.

Methode

Je sechs der Rostpflanzen der vorhergehenden Untersuchung mit zwischenveredelten Unterlagen wurden noch einmal völlig zurückgeschnitten und weiter in der Pflanzenkabine kultiviert. Nach 40 Tagen waren wiederum etwa 20 entfaltete Blätter pro Trieb vorhanden.

Die Pflanzen wurden dann 10 cm unter der unteren Veredlungsstelle abgeschnitten und in leicht erwärmtes Wasser ($+30^{\circ}\text{C}$) getaucht, um Lufteintritt in die Gefäße zu vermeiden. Dann wurden sie in Reagenzgläser mit 2 ml einer ^{14}C -Glukoselösung gestellt (spez.: Aktivität: 0,5 microCi/ml) und im Gewächshaus aufgestellt. Die Aufnahme der Lösung erfolgte etwa innerhalb 10 min. Es wurde dann Wasser nach Bedarf nachgefüllt.

Nach 48 h wurden die Pflanzen geerntet und zerlegt.

Der Teil, der in der Flüssigkeit steckte, wurde verworfen. Wie erhielten die Teile: Blätter, Triebspitze, Triebbasis, oberes Stammteil und die Zwischenveredlung mit den beiden Veredlungsstellen.

3.4.2.

Ergebnisse

Die prozentuale Verteilung der Radioaktivität auf die einzelnen Sproßteile wich so wenig von den Ergebnissen der ähnlichen Untersuchung bei den unveredelten M XI ab, daß auf eine Darlegung verzichtet wird. Der jeweilige Anteil der angebotenen Radioaktivitäts-

menge, der im Sproß festgestellt werden konnte, stand im Zusammenhang mit der verwendeten Zwischenveredlung. Der in der Zwischenveredlung und den Veredlungsstellen verbliebene Anteil zeigte große Differenzen zwischen den drei Unterlagenmaterialien.

Tabelle 8:

Verteilung der Radioaktivität auf einige Pflanzenteile zwischenveredelter M XI nach Aufnahme von ^{14}C -Glucose durch den abgeschnittenen Stamm

	Zwischenveredlung						
	M XI		M VII		M IX		
	dpm.abs.	%	dpm.abs.	%	dpm.abs.	%	
	$\times 10^3$		$\times 10^3$		$\times 10^3$		
Pflanzenteil							
Sproß	633	47,4	585	44,5	437	33,3	*
Oberstamm	159	11,9	153	11,9	173	13,0	-
Zwischenvered.	546	40,7	568	43,6	708	53,7	*

Summe	1338	100,0	1306	100,0	1318	100,0	
% der Futtermenge	60,2		58,8		59,3		

- = Unterschiede statistisch nicht gesichert

* = Sicherung mit $P \leq 5\%$

3.5.

Zusammenfassung der Ergebnisse der Untersuchungen mit Fütterung von ^{14}C -Glukose

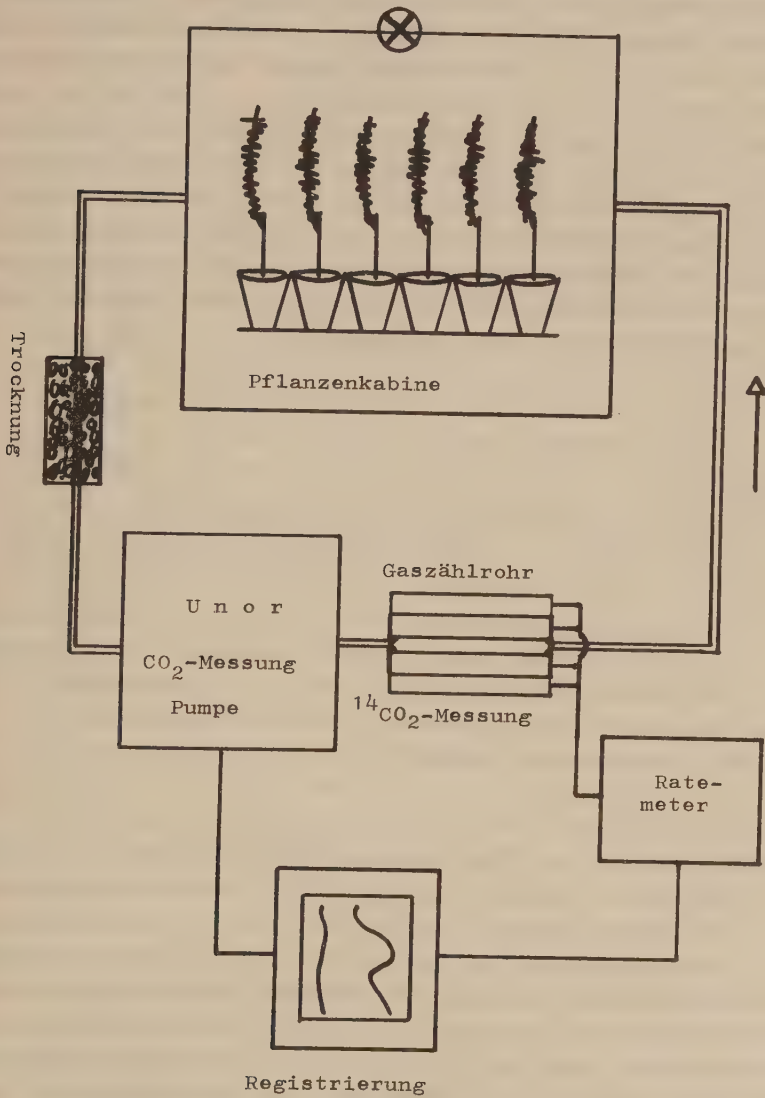
Es wurden Methoden zur Messung von ^{14}C -Verteilungen in Malus-Unterlagen entwickelt und überprüft. Durch diese Verfahren war es möglich, einige typische Unterschiede bei der Verteilung von markierten Zuckern auf die Blätter und die Triebbasis der Sprosse der Unterlagen festzustellen.

Im Sproß der Unterlage M XI, die relativ starken Wuchs von Veredlungskombinationen hervorruft, war der Anteil der Blätter an der gesamten Radioaktivität des Sprosses geringer als bei der schwachen Wuchs verursachenden Apfelunterlage M IX. Dagegen war der Anteil der Triebbasis bei M XI signifikant höher als bei M IX. Dies konnte sowohl nach Dochtfütterung wie auch nach Aufnahme von ^{14}C -Glukose über den abgeschnittenen Stamm festgestellt werden. Wenn auch die in Vorversuchen beobachteten hohen Anteile der Blätter an der aufgenommenen Radioaktivität kurze Zeit nach der Fütterung für einen Weg der Glukose mit dem Transpirationsstrom in die Blätter und von dort mit dem Phloemtransport zur Triebbasis sprechen, können doch andere Einbaumöglichkeiten nicht ausgeschlossen werden, z.B. Anlagerung sofort beim Aufwärtstransport.

In Fraktionsgruppen untersuchte Inhaltsstoffe wurden nur wenig unterschiedlich markiert, so daß daraus kein typisches Stoffwechselverhalten abgeleitet werden konnte. Ein Grund dafür könnte in der 'unnatürlichen' Applikationsmethode liegen, ein anderer an der Art des angebotenen Zuckers (Das im Apfel am häufigsten vorhandene Monosaccharid ist das Sorbitol).

Zwischenveredlungen mit M XI, M VII und M IX konnten bei diesen Untersuchungen weder die Verteilung der Radioaktivität auf die Triebteile noch auf die chemischen Fraktionen wesentlich beeinflussen. Ihr Einfluß war nur auf die in den Sproß aufgenommenen absoluten Mengen an ^{14}C schwach zu erkennen.

Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Bestimmung des CO_2 und $^{14}\text{CO}_2$ Gehalts der Luft einer geschlossenen Pflanzenkabine während $^{14}\text{CO}_2$ Begasung



4.

$^{14}\text{CO}_2$ -Begasung

Bei den Untersuchungen des ersten Jahres handelte es sich um Verteilungs- und Einbaustudien mit radioaktiv markierter Glukose, die physiologisch gesehen auf unnatürlichem Weg in die Pflanze gelangte. Auch war im Jahr der Veredlung möglicherweise der Einfluß der unterschiedlichen Verwachsung der Veredlungsstellen auf die Ergebnisse relativ groß. Es bestand die Möglichkeit, daß nach natürlicher Aufnahme von $^{14}\text{CO}_2$ durch die Blätter die Verteilung der dann markierten Assimilate andere Wege nehmen könnte. Zum anderen war es möglich, daß Wirkungen der Zwischenveredlungen erst im zweiten Jahr nach der Veredlung bemerkbar würden. Es war ferner zu hoffen, daß die Streuungen der gefundenen Werte sich verringerten.

4.1.

Methoden

4.1.1.

Untersuchungstermine

Als erster Untersuchungszeitraum wurde die zweite Hälfte des Monats Juli gewählt, da nach den vorangegangenen Untersuchungen und den Ergebnissen von SAAVEDRA (1971) zu erwarten war, daß später in der Wachstumsperiode (nach dem Johannistrieb) die Unterschiede im Sproßwachstum zwischen den Unterlagen und den Zwischenveredlungsvarianten markanter sein würden als in der ersten Vegetationshälfte.

Der zweite Untersuchungszeitraum wurde auf Ende August kurz vor dem Abschluß des Sproßzuwachses gelegt.

4.1.2.

Pflanzenmaterial

Zu den Untersuchungen mit $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung wurden Bäumchen aller neun Zwischenveredlungsvarianten (siehe Tabelle 1) als Untersuchungsobjekte herangezogen; und zwar von den Gruppen 1 - 3 (Unterlage und Reis M XI) je 10 Pflanzen, von den anderen je 5 (Unterlage und Reis M VII bzw. M IX), so daß insgesamt 60 Pflanzen in der Untersuchung zur Verfügung standen. Sie waren im Winter bis auf zwei Knospen zurückgeschnitten und dann im kalten Frühbeet unter künstlicher Beregnung kultiviert worden. Die Pflanzen für den Begasungsversuch im Juli waren zur Sicherheit zweitrieblig erzogen, da nicht bekannt war,

ob die Blätter eines Triebes genügend Assimilationskapazität besäßen, um in der relativ kurzen Zeit unter $^{14}\text{CO}_2$ angereicherter Atmosphäre (14 Tage) für eine Markierung ausreichend markiertes CO_2 aufnehmen zu können. Die Versuchspflanzen für die zweite Untersuchung wurden eintriebzig erzogen.

4.1.3.

Gasdichte Klimakammern

Die Vorbereitung des Pflanzenmaterials auf die $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung erfolgte jeweils einen Monat vor dem Untersuchungszeitraum in zwei gasdichten Klimaprüfschränken (System Weiß, Typ 1500 E) mit einem Nutzraum von jeweils 1500 ltr. Die Beleuchtungsstärke der Xenonlampen betrug in Pflanzenhöhe maximal 26.000 Lux. Es wurde mit Dämmerungsschaltung gefahren, wobei die Tageslängen denen der jeweiligen Jahreszeit angepaßt waren. Die Temperatur betrug am Tag 22°C mit einer relativen Luftfeuchte von 65 %, in der Nacht 18°C mit einer Luftfeuchte von 90 %. Je 30 Pflanzen waren zufallsgemäß auf die beiden Klimaschränke verteilt. Durch Absenken der Töpfe konnte beim Wachsen der Bäume stets gleicher Abstand zur Lampe gehalten werden.

4.1.4.

Begasung

Die Begasung erfolgte mit einer einmaligen Gabe von $^{14}\text{CO}_2$, das mittels eines Überschusses an HCL aus $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ freigesetzt wurde. Die verabreichte Menge an Radioaktivität betrug 2,5 mCi pro Klimakammer; die anfängliche spezifische Luftaktivität also etwa 1,6 microCi/ltr. Solange die Bäume in den Kammern standen, wurde zweimal täglich die CO_2 -Konzentration auf 0,1 % eingestellt, um nicht durch CO_2 -Mangel den Zuwachs zu gefährden.

4.1.5.

Messung der Radioaktivität der Luft in den Pflanzenkabinen

Die Messung der spezifischen Radioaktivität der Kammerluft sowie ihr CO_2 -Gehalt erfolgte durch einen Abzweig, durch den die Luft aus dem Kammerinneren zunächst durch eine Trockenkuvette, dann durch einen CO_2 -Meßplatz (Unor) und ein dahintergeschaltetes Gaszählrohr (FRIESECKE und HÖPFNER) mit 4 Zählrohren (2 Meß- und

2 Schirmzählrohre) mit Ratemeter und danach wieder in die Klimakammer zurückgepumpt wurde. Die Ergebnisse wurden integral pro Zeit mit einem Mehrfachschreiber (Philips) aufgezeichnet. (s.S.27)

4.1.6.

Ernte

Vierzehn Tage nach der Zugabe des $^{14}\text{CO}_2$ - die Radioaktivität der Kammerluft war nach etwa 10 Tagen auf den üblichen Nullwert abgefallen - wurden die Pflanzen geerntet. Die Triebteile sind in Blätter, Triebspitze und -basis, diese in Holz und Rinde zerlegt. Die Teilung des Sproßes erfolgte nach der Blattzahl. Der Stamm wurde in das Teil oberhalb der Zwischenveredlung, die Veredlungsstellen, die Zwischenveredlung und das Stammteil unterhalb der Zwischenveredlung zerlegt. (Die Wurzel wurde durch Waschen mit Wasser von der anhaftenden Erde befreit).

Die weitere Aufbereitung erfolgte wie bereits in den vorhergehenden Untersuchungen beschrieben.

4.2.

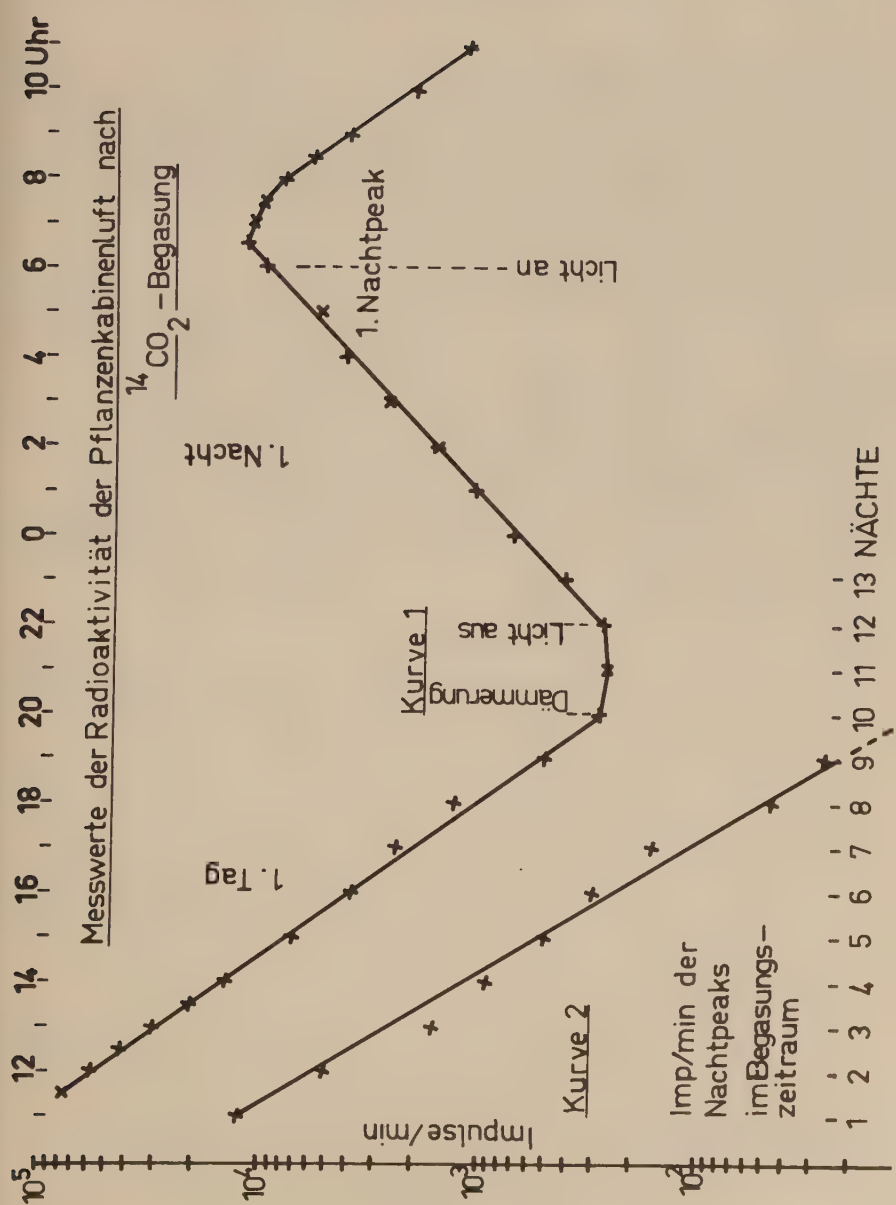
Ergebnisse

4.2.1.

Radioaktivität der Kabinenluft

Aus der Zeichnung 9 ist aus der Kurve 1 die Abnahme der Radioaktivität der Kabinenluft in den ersten 20 Stunden nach der Gasfreisetzung abzulesen. Angaben in gezählten Impulsen/min im Zählrohr, das etwa eine Ausbeute von 28 - 30 % bei einem Meßvolumen von 80 ml hat. Die Kurve 2 zeigt den Verlauf der Abnahme der Radioaktivität der Kabinenluft innerhalb der 14tägigen Begasungszeit. Es wurden die Maxima der Nächte - der erste ist auf der Kurve 1 zu erkennen - als Fixpunkte genommen. Die Impulszahlen sind logarithmisch aufgetragen, die Zeiten metrisch.

Nach jeder Zugabe von CO_2 von außen konnte eine Erhöhung der Impulszahlen am Meßgerät um etwa 20 % beobachtet werden. Ob es sich hierbei um einen technischen Fehler oder um eine echte Erhöhung der spezifischen Luftaktivität möglicherweise durch Austausch des noch ungebundenen $^{14}\text{CO}_2$ aus der Stomate handelt, konnte bei dieser Versuchsanstellung nicht geklärt werden.



4.2.2.

Maße und Gewichte (dazu Tabelle 10)

Unterlage und Reis haben dominierenden Einfluß auf das Längenwachstum des Sprosses und seine gesamte Trockenmassenproduktion. Die Unterschiede zwischen den Gruppen sind hochsignifikant gesichert. M VII hat dabei die größte Sproßlänge und die sich daraus ergebende größte Trockenmasse.

Der Einfluß der Zwischenveredlungen auf beide Merkmale ließ sich ebenfalls statistisch sichern. Dies war im Veredlungsjahr (und im früheren Entwicklungsstadium) nicht möglich gewesen (s. 3.3.2.1.). Bei der prozentualen Verteilung der Trockenmassen auf die einzelnen Sproßteile sind vor allem die Änderungen der Anteile der Blätter und des Holzes der Triebbasis zu beachten, die durch die verschiedenen Zwischenveredlungen in der Gruppe mit M XI als Unterlage und Reis verursacht wurden (Statistische Sicherung ist durch den multiple-range-Test möglich).

Tabelle 10

Maße und Gewichte von Sprossen zwischenveredelter Malusunterlagen
Ende Juli

Mittlere Trieblänge in cm		Zwischenveredlung			Summe
		XI	VII	IX	
Unterl. u. Reis	XI ¹⁾	75,9	68,3	66,9	211,1
	VII ²⁾	90,0	88,2	84,6	262,8
	IX ²⁾	44,6	41,6	39,8	126,0
	Summe	210,5	198,1	191,3	

F-Test: für Unterl. u. Reis ***
für Zwischenveredl. *

Sproßtrockenmasse in gr.						
Unterl. u. Reis	XI	1	5,50	5,20	4,45	15,2
	VII	2	6,25	6,27	5,78	18,3
	IX	2	4,66	4,23	3,60	12,5
	Summe		16,4	15,7	13,8	

F-Test: für Unterl. u. Reis ***
für Zwischenveredl. *

Davon Blatt in %	XI	1)			
erl. Reis	VII	2)	66,8	67,6	69,6
	IX	2)	65,6	67,3	66,3
			75,6	73,8	76,5

F-Test: für Unterl. u. Reis ***
für Zwischenveredl. *

Davon Holztriebspitze in %				
terl. Reis	XI	1)	10,7	10,5
	VII	2)	11,8	12,0
	IX	2)	10,2	10,0
			10,7	13,0
			10,8	

F-Test: für Unterl. u. Reis *
für Zwischenveredl. -

Davon Holz der Holztrieb-			
basis in %	XI 1)	11,4	11,0
	XII 2)	12,3	11,9
	XIII 2)	7,6	7,8
			6,2

F-Test: für Unterl. u. Reis ***
für Zwischenveredl. *

Davon Rinde der Holz-	1)			
trieb-basis in %	XI	11,1	10,9	9,4
	2)	10,3	8,8	10,4
	VII			
	2)	6,6	8,4	6,5
	IX			

F-Test: für Unterl. u. Reis ***
für Zwischenveredl. -

1)	n = 10	*	=	P ≤ 5 %
2)	n = 5	**	=	P ≤ 1 %
		***	=	P ≤ 0,1 %
		-	=	nicht gesichert

4.2.3.

Verteilung des assimilierten ^{14}C (dazu Tabelle 11)

Die gesamte Radioaktivität der Sprosse betrug bei den autoplastisch veredelten Bäumchen (XI) 162×10^6 : (VII) 69×10^6 : (IX) 33×10^6 dpm. Bei der starken Wuchs verursachenden Unterlage M XI lag sie also etwa doppelt so hoch wie bei M VII und bei dieser etwa doppelt so hoch wie bei M IX. Der Einfluß von Unterlage und Reis ist denn auch hochsignifikant gesichert. Aber auch die Wirkung der Zwischenveredlung ist gesichert nachgewiesen. In der Gruppe der Varianten mit M XI als Unterlage und Reis ergaben sich Verhältnisse der Sproßaktivitäten von 162×10^6 : 138×10^6 : 118×10^6 dpm. (Hohe Sicherung der Werte untereinander im multiple-range-Test).

Die anderen Gruppen zeigten kein so einheitliches Bild.

Bei der prozentualen Verteilung der Radioaktivität auf die verschiedenen Sproßteile zeigten sich statistisch zu sichernde Wirkungen sowohl der Unterlage und des Reises als auch der Zwischenveredlungen bei den Anteilen der Blätter und der Triebspitze an der Sproßradioaktivität. Sie lassen sich mit den gefundenen Werten der Untersuchungen an unveredelten Unterlagen vergleichen (3.1.10.2.; 3.2.2.). Allerdings lassen sich nur die gefundenen Unterschiede der Anteile der Holztrieb-basis und -rinde der Unterlagengruppe an der Sproßaktivität statistisch sichern, nicht aber zwischen den einzelnen Varianten.

abelle 11

radioaktivitätsverteilung im Sproß zwischenveredelter Malusunterlagen
nach Assimilation von $^{14}\text{CO}_2$ im Juli

		Zwischenveredlung			
Dpm im Sproß		XI	VII	IX	Summe
$\times 10^6$					
Unterl. u. Reis	XI ¹⁾	162	138	118	418
	VII ²⁾	71	69	72	212
	IX ²⁾	32	34	33	99
	Summe	265	241	223	
		F-Test: für Unterl. u. Reis *** für Zwischenveredl. **			
Davon % im Blatt					
Unterl. u. Reis	XI ¹⁾	64,5	65,0	66,3	
	VII ²⁾	67,1	68,3	67,6	
	IX ²⁾	73,6	74,9	76,6	
		F-Test: für Unterl. u. Reis *** für Zwischenveredl. **			
	Davon % in Holztriebspitze				
Unterl. u. Reis	XI ¹⁾	13,6	12,8	12,2	
	VII ²⁾	15,9	13,9	12,4	
	IX ²⁾	12,7	12,2	11,7	
		F-Test: für Unterl. u. Reis * für Zwischenveredl. **			
	Davon im Holz der Triebbasis				
Unterl. u. Reis	XI ¹⁾	13,0	12,8	12,5	
	VII ²⁾	10,6	11,7	11,9	
	IX ²⁾	7,6	7,5	6,3	
		F-Test: für Unterl. u. Reis *** für Zwischenveredl. -			
	Davon in Rinde der Triebbasis				
Unterl. u. Reis	XI ¹⁾	8,9	9,4	9,0	
	VII ²⁾	6,4	5,1	8,1	
	IX ²⁾	6,0	5,4	5,4	
		F-Test: für Unterl. u. Reis *** für Zwischenveredl. -			

1) n = 10 * = $P \leq 5 \%$
n = 5 ** = $P \leq 1 \%$
*** = $P \leq 0,1 \%$
- = nicht gesichert

4.2.4.

Verteilung der Radioaktivität auf chemische Fraktionen
(dazu Tabelle 12)

Gesicherte Unterschiede, die sich auf den Einfluß von Unterlage und Reis zurückführen ließen, konnten bei den Anteilen chemischer Fraktionen an der Radioaktivität der Sproßteile nur im folgenden festgestellt werden: Im Alkoholextrakt, der Holocellulose und dem errechneten Ligninanteil (Rest) der Blätter, und in der Holocellulose und dem Lignin des Holzes der Triebbasis. Eine Wirkung der Zwischenveredlungen auf den Einbau des ^{14}C in die verschiedenen Fraktionen konnte nicht nachgewiesen werden.

4.2.5.

Zusätzliche Beobachtungen

Infolge eines technischen Fehlers konnten die nachfolgend beschriebenen Beobachtungen nicht bei allen Varianten und häufig genug überprüft werden:

Die gesamte Radioaktivität des Stammes und der Wurzel ist der Radioaktivitätsmenge des Sprosses etwa proportional. Sie liegt bei 45 - 50 % der jeweiligen Gesamtaktivität der Pflanze. Ein nicht zu sichernder Trend zeigte auf eine Verminderung des Anteils der Wurzel bei Pflanzen mit schwachwachsenden Zwischenveredlungen hin. Der Anteil der Radioaktivität der Wurzel konnte infolge der stark unterschiedlichen Auswaschungsverluste nicht genau bestimmt werden.

Bei der Verteilung der Radioaktivität fiel die relativ hohe spezifische Markierung bei schwachwachsenden Zwischenveredlungen in starkwachsenden Stämmen auf, wenn man sie mit der spezifischen Markierung des übrigen Stammes verglich. z.B. M XI autoplastisch veredelt: Zwischenveredlung / Unterstamm wie 0,97 : 1; M XI mit M IX als Zwischenveredlung 1,20 : 1.

Tabelle 12: Prozentuale Verteilung der Radioaktivität auf chemische Fraktionen in den Sprossen
zwischenveredelter Malusunterlagen nach Assimilation von $^{14}\text{CO}_2$ im Juli.

	Unterl. u. Reis	Alk. Extrakt Zwischenveredl. XI VII IX	H_2O Extrakt Zwischenveredl. XI VII IX	Holocellulose			Rest							
				Zwischenveredl. XI VII IX	Zwischenveredl. XI VII IX	Zwischenveredl. XI VII IX	Zwischenveredl. XI VII IX	Zwischenveredl. XI VII IX						
Blätter	Unterl. u. Reis	XI	50,7	51,0	51,4	21,7	20,4	21,4	4,1	4,0	4,9	23,5	24,6	22,3
		VII	51,2	52,1	52,2	21,7	21,9	22,3	4,3	3,9	3,6	22,6	22,1	21,9
		IX	53,6	53,9	54,6	22,6	24,3	22,4	2,5	3,0	3,7	21,3	18,8	19,3
				1)						1)			1)	
Holz- trieb- spitze	Unterl. u. Reis	XI	32,4	31,0	33,6	18,3	17,5	18,9	12,3	12,9	13,1	37,0	38,6	34,4
		VII	31,1	31,0	32,5	18,0	19,0	18,2	13,4	13,4	12,4	37,5	26,6	36,9
		IX	30,6	34,2	33,2	19,6	17,3	18,6	12,9	12,2	13,0	36,9	36,3	35,2
Holz der Triebbasis	Unterl. u. Reis	XI	6,8	7,1	6,3	13,0	12,0	13,6	52,9	52,0	53,6	27,3	28,9	26,5
		VII	7,0	7,0	6,1	12,9	11,6	14,0	50,4	52,1	52,9	29,7	29,3	27,0
		IX	7,4	6,9	6,8	13,5	12,4	13,2	49,8	50,6	50,3	29,3	30,1	29,7
										2)			1)	
Rinde d. Trieb- basis	Unterl. u. Reis	XI	10,2	10,2	12,1	24,6	23,1	24,0	21,5	19,8	23,1	43,7	46,9	40,8
		VII	9,9	10,0	9,4	25,5	26,2	27,0	22,2	20,6	20,9	42,4	43,2	42,7
		IX	9,8	9,3	11,1	26,3	27,8	29,1	20,5	20,4	20,8	42,4	42,5	39,0

1) statistisch gesichert mit $P \leq 5\%$ für Unterlage und Reis
2) " " $P \leq 1\%$

4.3.

Zusammenfassung der Ergebnisse des Untersuchungszeitraums Juli

Durch Verlegung des Untersuchungszeitraumes auf die zweite Hälfte der Wachstumsperiode, aber auch durch die Tatsache, daß jetzt zweijährige Veredlungen vorlagen, wurden die Wachstumsunterschiede zwischen den Unterlagen deutlicher. Es zeigte sich, daß unter den herrschenden Bedingungen M VII die größte Trieblänge und Trockenmassenproduktion im Sproß besaß.

Der Einfluß der Zwischenveredlungen auf Trieblänge, Trockenmassenproduktion und Verteilung konnte innerhalb der Gruppe mit der starkwachsenden M XI als Unterlage und Reis gesichert festgestellt werden.

Der Einfluß von Unterlage und Reis auf die Akkumulation von ^{14}C war sogar noch deutlicher als bei den oben besprochenen Merkmalen. Hier war M XI eindeutig den beiden anderen Typen überlegen. Die Wirkung der Zwischenveredlungen war wiederum nur in der M XI-er Gruppe nachzuweisen.

Die Verteilung der Radioaktivität des Sproßes auf seine Einzelteile zeigte das schon aus den vorhergehenden Untersuchungen typische Muster (s. Tabelle 3).

Die Verteilung der Radioaktivität auf chemische Fraktionen wurde dagegen durch die Zwischenveredlungen gar nicht und durch Unterlage und Reis nur unwesentlich beeinflusst.

4.3.

Ergebnisse Begasungszeitraum August

4.3.1.

Radioaktivitätsverlauf der Kammerluft, Maße und Gewichte, Radioaktivitätsverteilung im Sproß

Die Aufnahme des $^{14}\text{CO}_2$ erfolgte im zweiten Untersuchungszeitraum nur wenig langsamer als bei dem ersten Begasungsversuch im Juli. Insgesamt verliefen die Abnahmekurven der Radioaktivität der Pflanzenkabinenluft so ähnlich wie bei der Begasung im Juli, daß auf eine erneute Darstellung verzichtet werden kann (Hierzu also auch Zeichnung 9).

Bei den Trockengewichten, den Sproßlängen und den Blattzahlen gab es keine Ergebnisse, die zu neuen Aussagen führen könnten (Tabelle 13 dazu im Anhang). Keine der Varianten hatte bis Ende August mit dem Triebzuwachs abgeschlossen. Bei der Gruppe mit Unterlage und Reis M XI war allerdings ein Zuwachs von 1,5 Blättern im Untersuchungszeitraum zu zählen gegenüber nur einem Blatt bei der M IXer Gruppe.

Die absolut aufgenommenen Mengen an Radioaktivität in den Trieben hatten sich bei den einzelnen Varianten weitgehend angeglichen (dazu Tabelle 14 im Anhang).

Ebenso waren in der Verteilung der Radioaktivität im Sproß keine so markanten Unterschiede zwischen den Varianten mehr festzustellen wie im ersten Begasungsversuch (dazu Tabelle 14 im Anhang). Die Verteilung der Radioaktivität auf die verschiedenen chemischen Fraktionen im Sproß wurde nur noch stichprobenweise überprüft. Bis auf eine leichte Erhöhung der Werte im Alkohol-extrakt und eine entsprechende Senkung der Holocellulose-Werte wurden keine Änderungen in den in die Fraktionen eingebauten Anteilen beobachtet.

4.3.2.

Radioaktivitätsverteilung im Stamm

4.3.2.1.

Verteilung auf Stammteile

Die Beobachtungen am ersten Begasungsversuch (4.2.5.) deuteten vor allem auf ein System unterschiedlicher spezifischer ^{14}C -

Akkumulation im Stamm der zusammengesetzten Pflanzen hin. Um die Messungen an diesen Pflanzenteilen zu beschleunigen, wurde die Radioaktivität der Stammteile ohne Vermahlung und Verbrennung am intakten trockenen Stamm von außen bestimmt. Der Stamm wurde waagrecht mit dem zu messenden Teil unter das Fenster eines Methandurchflußzählrohres gelegt (2800 V Zählrohrspannung, 10 mV Eingangsempfindlichkeit des Verstärkers, Nullwert etwa bei 30 Ipm, Meßzeit 4 min.). Die Meßstellen waren oberhalb der Zwischenveredlung (2x gemessen), Zwischenveredlung (2x), Unterstamm (3x). Die Tabelle 15 zeigt die Verhältniszahlen der gemessenen Aktivitäten der Stammteile, wobei besonders das Verhältnis Zwischenveredlung zu Unterstamm zu beachten ist.

Zwischenveredlungen, die schwächeren Wuchs des Reises hervorrufen, enthalten spezifisch mehr Radioaktivität als der aus stärker wüchsigen Unterlagen gebildete Reststamm. Ist dagegen die Zwischenveredlung stärkerwüchsig als der übrige Stamm, so ist ihre spezifische Radioaktivität relativ geringer.

Tabelle 15

Relationen der spezifischen ^{14}C -Radioaktivitäten der Stammteile
zwischenveredelter Malusunterlagen im August

	Zwischenveredlungen								
	XI			VII			IX		
	1)	2)	3)	1)	2)	3)	1)	2)	3)
XI	1,34	: 1	: <u>1,07</u>	1,04	: 1	: <u>0,90</u>	0,89	: 1	: <u>0,63</u>
VII	1,10	: 1	: <u>1,09</u>	1,14	: 1	: <u>1,05</u>	0,87	: 1	: <u>0,80</u>
IX	1,56	: 1	: <u>1,19</u>	1,25	: 1	: <u>1,13</u>	1,18	: 1	: <u>0,95</u>

- 1) Stamm oberhalb der Zwischenveredlung
- 2) Zwischenveredlung
- 3) Stamm unterhalb der Zwischenveredlung

zu 1)

Die Meßergebnisse wurden hier stark durch die Unebenheit des Stammes in diesem Bereich beeinflußt.

Die statistische Sicherung war für die Wirkung der Unterlagen wie auch der Zwischenveredlungen mit $P \leq 0,1 \%$ hochsignifikant.

Um zu prüfen, ob das Verfahren der Bestimmung der ^{14}C -Radioaktivität mit Hilfe von Methandurchflußzählern verlässliche Ergebnisse liefert, wurde die Radioaktivität einiger Stammteile auf die übliche Art (nach Verbrennung und Flüssigkeitsscintillationsmessung) bestimmt. Die Messung mit dem Methandurchflußzählrohr hatte etwa 21 - 24 % der tatsächlichen spezifischen Radioaktivität erfaßt, die maximale Streuung bei mehrfacher Messung desselben Teilstücks betrug also etwa ± 8 %. Die Streuungen der Ergebniswerte lagen bei etwa 9 %. Die Methode war für diese Fragestellung ausreichend genau genug, da eine genügende Anzahl von Wiederholungen vorlag. Bei Bestimmungen der Radioaktivität von Holztriebteilen ergaben sich zum Teil mit der gleichen Methode Abweichungen von bis zu 200 %. Sie ist also zur Bestimmung von ^{14}C in sehr unterschiedlichem Material ungeeignet.

Bei den Stammmessungen kam es im oberen Stammteil nur bei einigen 'knorrig gewachsenen' Pflanzen zu größeren Streuungen der Werte. Hier war oft gleicher Abstand und Parallelität zum Meßfenster des Zählrohrs nicht gegeben. Die Zählraten ändern sich mit dem Quadrat des Abstands.

4.3.2.2.

Verteilung der Radioaktivität auf chemische Fraktionen im Stamm. Es wurde nur der Alkoholextrakt in allen Varianten geprüft. Lagen die Werte im Juli bei allen Stammteilen und Varianten recht gleichmäßig zwischen 16 - 19 %, so schwankten sie Ende August zwischen 20 und 96 %. Vergleicht man jetzt die Prozentzahlen von Zwischenveredlung und Unterstamm, so fällt eine gewisse Gesetzmäßigkeit ins Auge: Bei den autoplastischen Veredlungen beträgt das Verhältnis der Prozentwerte ziemlich genau 1 : 1. Bei Kombinationen, die schwächeren Wuchs verursachen, ergaben sich folgende Verhältnisse:

Zwischenveredlung M VII 1,15 : 1 Unterstamm M XI

Zwischenveredlung M IX 1,34 : 1 Unterstamm M XI

Umgekehrt verschiebt sich der Anteil der Radioaktivität im Alkoholextrakt bei der Verwendung stärker wachsender Unterlagen als Zwischenveredlung.

z.B. in M IX:

Zwischenveredlung M VII 0,86 : 1 Unterstamm M IX

Zwischenveredlung M XI 0,74 : 1 Unterstamm M IX

Die Differenzen zwischen den Varianten sind mit P $\leq$ 5 % gesichert.

4.3.3.

Zusammenfassung Begasungszeitraum August

Ende August ist der Stoffwechsel der Apfelunterlagen schon auf den nahen Triebabschluß ausgerichtet. Die Auswertung der Radioaktivitätsmengen und -verteilungen zeigte dies an, gab allerdings keine neuen Auskünfte über die Wirkung der Zwischenveredlungen auf das Verhalten der Sprosse.

Im Stamm zeigte sich recht deutlich, daß die genetisch verschiedenen Teile relativ selbständig ihren Stoffwechsel gestalten, obwohl sie in starker Abhängigkeit von einander stehen. Zu erkennen ist dies aus den typischen prozentualen Anteilen der Alkoholextrakte an der Radioaktivität der Stammteile. Viel Radioaktivität im Alkoholextrakt ist gleichzusetzen mit geringer Einbaurrate, also Abschluß des Wachstums.

Die gefundenen Relationen der spezifischen Radioaktivitäten in den verschiedenen Stammteilen sind das zweite wichtige Ergebnis dieser Untersuchung. In einer Zwischenveredlung aus einer schwachwachsenden Unterlage in einem Stamm, der aus starkwachsendem Material gebildet wird, häuft sich im Verhältnis zum übrigen Stamm Radioaktivität an. Im anderen Falle - starkwachsende Zwischenveredlung in schwächer wachsendem Stamm - verhalten sich die Radioaktivitäten d.h. die Assimilationsprodukte umgekehrt.

4.4.

Zusammenfassung $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung

Die Ergebnisse der $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung brachte in vieler Hinsicht eine Bestätigung der mit der Dochtfütterung von ^{14}C -Glucose gewonnenen Erkenntnisse. Vor allem ist die unterlagentypische Verteilung der Radioaktivität auf die Blätter und die Basis der Sprosse zu erwähnen, wobei die schwachwachsenden Typen stets einen höheren Anteil der Radioaktivität in den Blättern aufweisen. Die absolut

aufgenommene Menge an Radioaktivität blieb auch nach Begasung mit $^{14}\text{CO}_2$ bei den starkwachsenden Unterlagen die höchste, wenn auch die Trockengewichte und die Triebblängen bei der mittleren Wuchs verursachenden M VII größer waren. Die chemischen Fraktionen wurden auch nach Begasung nicht so stark unterschiedlich markiert, daß daraus ein typisches Stoffwechselverhalten abgeleitet werden konnte.

Über die Wirkungen und möglichen Wirkungsmechanismen von Zwischenveredlungen und damit von Unterlagen konnten nach diesen Versuchen einige neue Aussagen gemacht werden. In den Gruppen mit Unterlage und Reis aus M XI beeinflussten die Zwischenveredlungen sowohl die Triebblänge wie Trockengewicht und Trockenmassenverteilung wie auch besonders die Menge der im Sproß gefundenen Radioaktivität (also die Menge der Assimilate) und deren Verteilung auf die einzelnen Sproßteile. In den Bäumen aus schwächer wachsenden Unterlagen war der Einfluß der Zwischenveredlungen im allgemeinen nicht festzustellen.

Bei der Analyse der Stammteile zeigten sich typische Akkumulationen von ^{14}C -Radioaktivität in den Teilen, die aus schwächerwachsendem Unterlagematerial gebildet waren. Mit der Hypothese, daß starkwachsendes Pflanzenmaterial viel Assimilate (d.h. in diesem Falle ^{14}C -Radioaktivität) ansammelt und einbaut, schwachwachsendes dagegen weniger akkumuliert, lassen sich diese Ergebnisse nicht vereinbaren.

Deutlich wurde in dieser Untersuchung die relative Eigenständigkeit auch von veredelten, also von einander weitgehend abhängigen, Pflanzenteilstücken. Dies äußerte sich in dem materialtypischen Wachstumsabschluß, der sich in den differierenden Prozentzahlen der Alkoholextrakte widerspiegelt.

5. Untersuchungen mit ^{32}P

5.1.

Einführung

Von den Ergebnissen der vorangegangenen Untersuchungen sind die Unterschiede in der typischen Verteilung ^{14}C -markierter Substanzen auf einige Sproßteile (Blätter, Triebbasis) bei den verschiedenen Unterlagen, wie auch die dabei durch die Zwischenveredlungen induzierten Differenzen besonders zu beachten. Auch die typische Verteilung der Radioaktivität auf die verschiedenen Stammteile (unterschiedliches Verhältnis der spezifischen Aktivitäten von Zwischenveredlung zu Stammbasis) könnte für die Beeinflussung der Wachstumsstärke der Gesamtpflanze durch die Unterlage von Bedeutung sein.

Die Unterschiede in der Verteilung der markierten Assimilate und ihrer Umsetzungsprodukte könnte auf unterschiedlichem Transportvermögen der Pflanzen beruhen, wobei die bewegten Mengen der Assimilate wie auch ihre Transportgeschwindigkeit je nach Pflanzentyp differieren kann. Vor allem interessierte der basipetale Transport im Stamm der Bäumchen, da hier der Einfluß und das Zusammenwirken genetisch verschiedenen Materials gleichzeitig beobachtet werden konnte. Durch den Stamm werden alle Stoffe transportiert, die für die Versorgung und die Wachstums-Koordination von Wurzel und Sproß nötig sind (Gleichgewicht Krone/Wurzel).

5.2. Methode 5.2.1.

Markierung der abwärtstransportierten Assimilate

Durch radioaktive Markierung der im Stamm abwärts transportierten Assimilate sollte es möglich sein, die Transportgeschwindigkeit und die Einwirkung der Zwischenveredlungen auf Transport und Verteilung in sonst ungestörten Pflanzen zu erfassen.

Eine Markierung mit ^{14}C ist wegen der geringen Energie seiner Betastrahlung (158 keV) und der damit großen Absorption im lebenden Pflanzenmaterial wenig geeignet. ^{32}P ist wegen der etwa um einen Faktor 10 höheren maximalen Energie seiner Betateilchen (1,71 MeV) und der damit verbundenen höheren Durchdringungsfähigkeit biologischen Materials physikalisch besser geeignet. Anorganisches Phosphat ist aber pflanzenphysiologisch gesehen für die Messung von Assimilatströmen möglicherweise irreführend. Auch ist bei der relativ kurzen Halbwertszeit von 14,3 Tagen in einer längere Zeit dauerenden Untersuchung die gleiche Menge an Radioaktivität/Pflanze

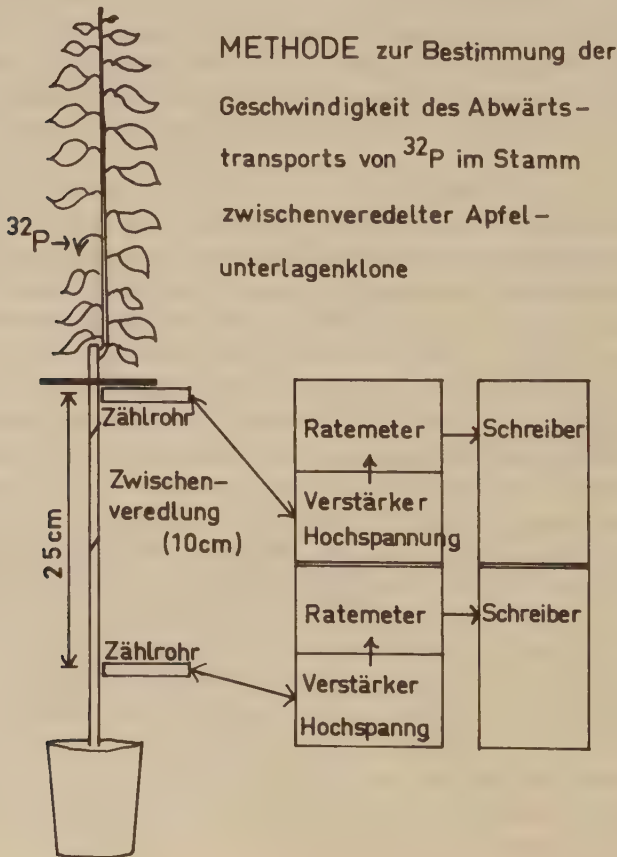
nur durch Erhöhung der Lösungsmenge zu erreichen.

Anorganisches Phosphat wird allerdings im Phloemsaft sehr rasch in organische Moleküle (ATP, Zuckerdiphosphate) eingebaut (BIELESKI 1969, BECKER et al. 1971). Da zwischen dem Eintreffen im Stamm des abwärts transportierten ^{32}P und der Zugabe durch den Blattstiel im Sproß einige Stunden vergehen, ist die gemessene Geschwindigkeit sehr wahrscheinlich die einiger Assimilationsprodukte, in die es eingebaut oder an die es angelagert ist.

5.2.2.

Versuchsaufbau

Die Zeichnung 16 gibt den Versuchsaufbau schematisch wieder.



Die Meßstrecke zur Bestimmung der Geschwindigkeit ist also 25 cm und schließt die Zwischenveredlung ein. Entscheidend für eine exakte Messung ist eine gute Synchronisation der beiden Schreiber. Ferner benötigt man ein Radioisotop, das auch schon in geringen Mengen beim Eintreffen der abwärtswandernden Front der Radioaktivität am jeweiligen Zählrohr ein sofortiges Ansteigen der Impulszahlen verursacht, da nur dann eine genaue Bestimmung der Anstiegspunkte möglich ist.

Die Radioaktivität wurde durch zwei Methandurchflußzähler bestimmt, deren Meßfenster ($0,91$ bzw. $0,84 \text{ mg/cm}^2$ Flächengewicht) mit Blei (später mit Plastikplatten) kollimiert waren. Die Eingangsempfindlichkeit des Verstärkers lag bei 50 mV bei einer Zählrohrspannung von 2800 V . Die Ratemeter waren nach Vortestung auf die Bereiche 3×10^3 oben bzw. 1×10^3 unten eingestellt. Die Dämpfung betrug 180 sec . Der Papiervorschub der Schreiber war 20 mm/h .

Die Aufnahme der radioaktiven ^{32}P -Phosphatlösung (Orthophosphat in schwacher HCl , Lieferfirma: Buchler, Braunschweig) erfolgte durch einen Blattstiel nachdem die Blattlamina mit einem Skalpel abgeschnitten worden war. (Methode nach ROACH und ROBERTS 1945). Ein Blatt der unteren Hälfte des Sprosses wurde gewählt, da bekannt ist, daß die Assimilate der Blätter des unteren Triebdrittels fast ausschließlich zur Wurzel wandern (QUINLAN, 1965) So waren nur geringe Beeinflussungen des Meßergebnisses durch zunächst akropetal transportierte Radioaktivität zu erwarten.

5.2.3.

Pflanzenmaterial

Für die erste Untersuchung wurden Pflanzen aller neun Veredlungsvarianten (s. Pflanzenmaterial, Tabelle 1) herangezogen. Zur Messung wurden nur Pflanzen mit 20 - 24 Blättern verwendet. Die Pflanzen wurden zufallsgemäß über den Untersuchungszeitraum verteilt. Pro Variante wurden 5 - 8 Wiederholungen durchgeführt. Die Triebe wurden im Frühjahr zu verschiedenen Terminen zurückgeschnitten, damit zu jeder Untersuchung etwa gleich große Pflanzen zur Verfügung standen. Die zeitliche Verschiebung war von Bedeutung, da pro Nacht nur eine Pflanze untersucht werden konnte.

Um die Größe des Einflusses der beiden Veredlungsstellen zu bestimmen und um zu testen, ob auch in unveredelten Unterlagen dem jeweiligen Typ entsprechende Geschwindigkeiten des basipetalen Transports im Stamm gefunden werden können, wurden auch an unveredelten M XI, M VII und M IX, dazu noch an A 2 und M 26 ähnliche Untersuchungen wie bei den zwischenveredelten durchgeführt. Um das Ergebnis allgemeiner gültig werden zu lassen, wurden dazu Pflanzen mit großen Differenzen in der Sproßlänge von 29 bis 72 cm und den Stammgewichten von 10,9 bis 53,4 gr (bei gleicher Länge) benutzt.

Die großen Unterschiede zwischen den Einzelpflanzen konnten z.T. nur durch Verwendung auch 1, 2 und 3-jähriger Unterlagen neben den zu dem Zeitpunkt 4jährigen der ersten Sendung erreicht werden. Es wurden 5 Wiederholungen bei jeder Unterlage durchgeführt.

Alle Pflanzen wurden wie in der Untersuchung mit Dochtfütterung (3.1.1.) beschrieben in einer Pflanzenkabine mit geregelter Klima aufgezogen und auf den Versuch vorbereitet. Bei einem 16-h-Tag und einer Beleuchtungsstärke von etwa 10 000 Lux in Pflanzenhöhe betrug die Raumtemperatur 21°C, bei einer relativen Luftfeuchte von 60 - 65 %. Temperatur und Luftfeuchte waren im Anzucht- und Meßraum gleich.

5.2.4.

Fütterung des ^{32}P

Die Zugabe des ^{32}P erfolgte mit etwa 0,05 bis 0,2 ml Lösung in die Spitze eines Eppendorf Hütchens, in dem das Ende eines Blattstiels ohne Lamina steckt (jeweilige Radioaktivität etwa 50 microCi) um 17.⁰⁰ Uhr. Darauf wurden die Meßgeräte in Gang gesetzt und der Meßraum völlig abgedunkelt. Die Lösung mit der Radioaktivität wurde über den Blattstiel in weniger als 10 min. aufgenommen.

5.2.5.

Ernte der Versuchspflanzen und Messung der Verteilung von ^{32}P im Stamm

Am nächsten Morgen um 9.⁰⁰ Uhr wurde die Messung abgebrochen. Die jeweilige Pflanze wurde vermessen und gewogen und die Verteilung der Radioaktivität im Stamm unter einem Dünnschicht Scanner

(System Berthold) bestimmt. Die Messung erfolgt dabei mit einem senkrecht stehenden, nach unten gerichteten Methandurchflußzählrohr mit Fensterfolie, Spaltbreite des Fensters 2 mm, Spaltlänge 36 mm (dazu der Stämmchendurchmesser 10 mm). Der Vorschub des unter dem Zählrohr vorbeigeführten Stämmchens betrug 600 mm/h. Da die Stämme nicht immer ganz gerade waren, der Abstand zum Fenster aber immer konstant 3 mm betragen sollte, wurden sie in eine Plastikwinkelschiene gebunden, die die Stämmchen gerade drückte (Differenzen in der Entfernung zum Meßfenster gehen als Fehler mit dem Quadrat der Entfernung in das Meßergebnis ein). Die Verteilung der Radioaktivität im Stamm wurde durch einen zum Scannervorschub synchron laufenden Schreiber integral graphisch festgehalten.

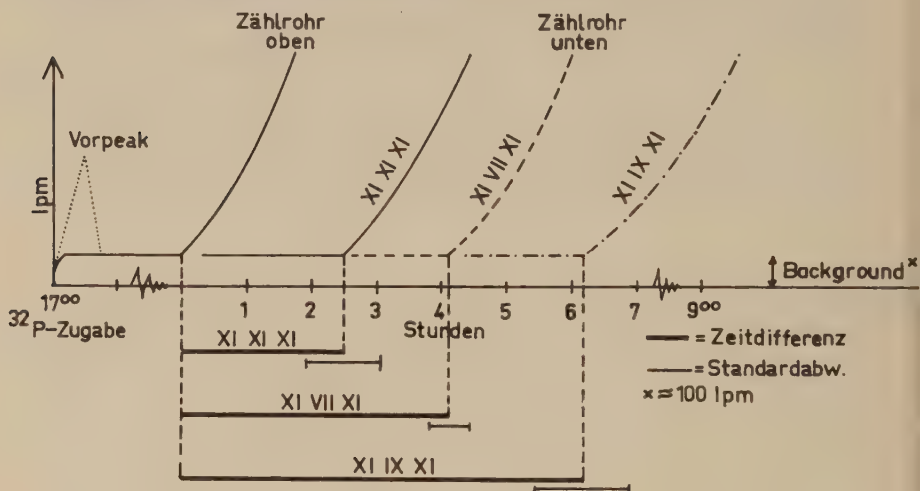
5.3.
Ergebnisse der Messung an zwischenveredelten Malusunterlagen Die Blattzahlen ($\varnothing$ 22), die Triebblängen ($\varnothing$ 50 cm) und die Sproßgewichte ($\varnothing$ 16 gr) waren bei allen Varianten etwa gleich. Die Unterschiede bei den Stammgewichten waren deutlich, M XI : M VII : M IX wie 48,9 : 33,0 : 29,8 gr Gesamtfrischgewicht, bzw. 1,3 : 0,9 : 0,7 gr FG/cm Stammlänge. Die Zwischenveredlungen hatten nur geringen Einfluß auf die Maße und Gewichte. Im Stamm waren die zwischenveredelten Teile nicht deutlich dünner oder dicker als der übrige Stamm.

Der Verlauf der Kurven, welche die an beiden Zählrohren gemessenen Impulszahlen/min. wiedergeben, ist aus der folgenden Zeichnung 17 ersichtlich.

Ein 'Vorpeak' erschien in der Kurve des oberen Zählrohrs kurze Zeit nach der Aufnahme der $^{32}\text{PO}_4$ -Lösung bei den meisten Messungen. Die Impulszahlen gingen dann aber rasch wieder zurück.

Zeichnung 17:

Geschwindigkeit des basipetalen Transports im Stamm zwischenveredelter Apfel-
unterlagenklone: Zeitdifferenzen des Auftreffens einer ^{32}P -Front



5.3.1.

Geschwindigkeiten des basipetalen Transports

Zunächst wurden die Zeitdifferenzen des Auftreffens der Radioaktivitätsfront an den beiden Zählrohren bestimmt, indem die Differenz der beiden auf den synchron vorgeschobenen Papieren vom Schreiber zurückgelegten Strecken bis zu den Kurvenanstiegspunkten ermittelt wurde. Daraus wurde die Zeit und mit der bekannten Strecke von 25 cm die Geschwindigkeit in cm/h errechnet (Tabelle 18).

Tabelle 18: Geschwindigkeit des Abwärtstransports von ^{32}P im Stamm zwischenveredelter Unterlagenklone (in cm/h)

	Zwischenveredlung			
	M XI	M VII	M IX	Summe
	19,9	12,2	8,1	40,2
	16,4	9,2	6,1	31,7
	9,2	6,9	5,1	21,2
Unterlage und Reis	45,5	28,3	19,3	

nach F-Test für Unterlage und Reis ***

für Zwischenveredlung *** $P \leq 0,1 \%$

Die Ergebnisse zeigen, daß die Geschwindigkeiten des basipetalen Transports im zwischenveredelten Stamm je nach Kombination stark differieren, wobei die Werte bei M XI am höchsten, bei M IX am niedrigsten lagen. Die Zwischenveredlungen hatten in ihrer Wirkung die gleiche Reihenfolge in allen drei Unterlagengruppen. Sowohl für die Wirkung der Unterlagen, wie auch für die der Zwischenveredlungen waren die Unterschiede statistisch hochsignifikant zu sichern.

5.3.2.

Abweichungen von den 'erwarteten' Geschwindigkeiten

Um zu überprüfen, ob es sich bei den ermittelten Geschwindigkeiten des basipetalen Transports im Stamm um Konstanten handelt, die für das jeweilige Pflanzenmaterial typisch sind, oder ob die Transportgeschwindigkeiten je nach Kombination in Grenzen verändert werden, wurden die gemessenen Werte rechnerisch überprüft.

Setzt man die ermittelten Geschwindigkeiten der drei autoplastisch veredelten Standards entsprechend ihrem Stammanteil in die verschiedenen Kombinationen ein, so erkennt man, daß die relativ schwächeren Wuchs verursachenden Zwischenveredlungen ein überproportionale Verminderung der Geschwindigkeit des Abwärtstrans-

ports im Stamm stärkeren Wuchs verursachender Unterlagen bewirken. Umgekehrt verhalten sich die Werte bei den Kombinationen aus schwachen Unterlagen mit starker Zwischenveredlung. Hier kommt es zu einer überproportionalen Steigerung der Geschwindigkeit des basipetalen Transports im Stamm.

Ein Rechenbeispiel:

Die gemessene Geschwindigkeit in der autoplastisch veredelten M XI (Standard 1) beträgt 19,9 cm/h, die in der autoplastisch veredelten M IX (Standard 3) 5,1 cm/h. Die 25 cm lange Meßstrecke der Beispieldpflanzen XI IX XI setzt sich zusammen aus 15 cm M XI. Es wird angenommen, daß diese Strecke mit der Geschwindigkeit von 19,9 cm/h zurückgelegt wird. Die übrigen 10 cm werden mit der Geschwindigkeit des zweiten Standards überwunden. Die Durchschnittsgeschwindigkeit müßte demnach rechnerisch 9,2 cm/h betragen. Sie beträgt aber gemessen nur 8,1 cm/h (s. Tabelle 18). Der rechnerisch gefundene Wert liegt +13,5 % über dem gemessenen.

Tabelle 19: Aus den 'Standards' errechnete Geschwindigkeiten des basipetalen Transports im Stamm zwischenveredelter Malusunterlagen
Ein Vergleich mit den Werten der Tabelle 18

		Z w i s c h e n v e r e d l u n g		
		XI	VII	IX
Unterlage und Reis	XI	Standard 1		Rechenbeispiel s.o.
		19,9	13,5 (+10,8)	<u>9,2 (+ 13,5)</u>
	VII		Standard 2	
		11,7 (-23,6)	9,3	6,9 (+ 14,2)
	IX			Standard 3
		7,2 (-21,2)	6,2 (-4,5)	5,1

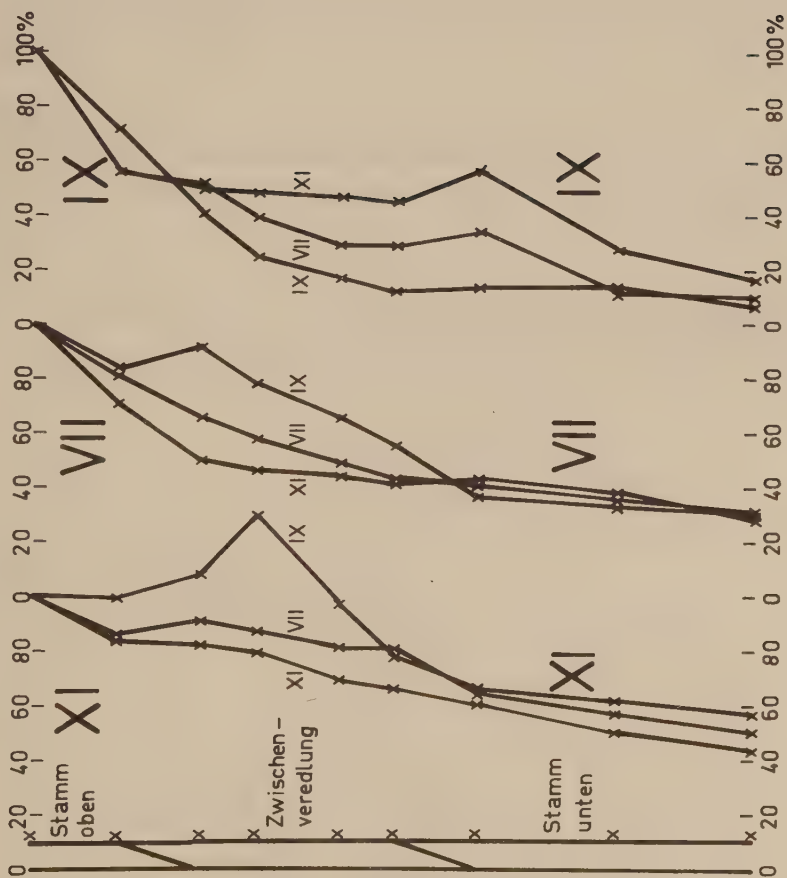
Die Zahlen in Klammern geben die Abweichung in % gegenüber der wirklich ermittelten Geschwindigkeit an.

5.3.3.

Verteilung des ^{32}P im Stamm

Die Verteilung des ^{32}P im Stamm der 9 Varianten wird in der Zeichnung 20 dargestellt. Da die gefundenen Mengen auch innerhalb der Gruppen sehr unterschiedlich waren, wurde für die Darstellung die

Zeichnung 20: Verteilung der Radioaktivität im Stamm zwischenveredelter Malusunterlagen 16 h nach Fütterung von ^{32}P über einen Blattstiel (100 % = Radioaktivität im oberen Stammteil)



Impulszahl/min als 100 % Wert gesetzt, die oberhalb der Zwischenveredlung gemessen wurde, und die anderen Werte entsprechend zugeordnet. Aus den aufgezeichneten Kurven wurden nur einige wichtig erscheinende Punkte herausgegriffen, deren jeweiliger Mittelwert berechnet und als Zeichnungspunkt benutzt. Statistisch gesichert unterscheiden sich die drei Pflanzengruppen mit den unterschiedlichen Unterlagen voneinander. M XI zeigt einen allmählichen Abfall der Radioaktivitätskurve, die somit auf relativ hohem Niveau bleibt. Bei M IX dagegen fällt die Kurve der Radioaktivitätsverteilung rasch ab.

Die Veredlungsstellen haben nur geringen Einfluß auf den Verlauf der Verteilung. Auch in den Zwischenveredlungen wird der typische Verlauf des Kurvenabfalls des jeweiligen genetischen Materials beibehalten.

5.4.

Ergebnisse der Messungen der ^{32}P Fütterung an unveredelten Apfelunterlagen

Die ermittelten Geschwindigkeiten entsprachen in ihrer Tendenz denen der vorigen Untersuchung. Zeichnung siehe Anhang und Tabelle 21.

5.4.1.

Geschwindigkeit des basipetalen Transports

Tabelle 21: Geschwindigkeit des basipetalen Transports von ^{32}P in unveredelten Apfelunterlagenklonen

Unterlagen- klon	Geschwindigkeit
M XI	27,3 cm/h
A 2	10,4 cm/h
M VII	9,6 cm/h
M 26	7,2 cm/h
M IX	4,6 cm/h

nach F-Test ***

Bis auf den Unterschied zwischen A 2 und M VII konnten die Werte auch nach dem multiple-range-Test gut gesichert werden.

Die Verteilung der Radioaktivität in den Stämmchen der unveredelten Unterlagen waren etwas 'glatter' als die in den zwischenveredelten Stämmen der vorhergehenden Untersuchung. Da sie weitgehend aber denen der autoplastisch veredelten Unterlagen entsprechen (A 2 und M 26 fügten sich in das Bild ein), werden sie nicht gesondert aufgeführt (Auch wurden nur wenige Stichproben gemessen).

5.4.2.

Einfluß der Veredlungsstellen

Die Geschwindigkeit des basipetalen Transports erreichte bei den autoplastisch veredelten M XI 72,7 % der Geschwindigkeit der unveredelten, bei M VII waren es 95 % und bei den M IX war kein Unterschied feststellbar.

Tabelle 22: Der Einfluß der Veredlungsstellen auf die Geschwindigkeit des basipetalen Transports im Stamm von Apfelunterlagen nach Fütterung von ^{32}P über einen Blattstiel.

	Malusunterlage Typ		
	M XI	M VII	M IX
mittlere Geschwindigkeiten im Stamm in cm/h			
unveredelter Unterlagen	27,3	9,6	4,6
autoplastisch zwischenveredelter Unterlagen	19,9	9,2	5,1
Differenz in %	-27,2 %	-4,2 %	(+11,1 %)

5.5.

Zusammenfassung der Ergebnisse der Untersuchungen mit ^{32}P

Bei der Untersuchung zwischenveredelter und unveredelter Malus-Unterlagentypen konnte eine hoch gesicherte Übereinstimmung zwischen der Geschwindigkeit des basipetalen Transports von ^{32}P im Stamm und der bekannten Wirkung der jeweiligen Unterlagen und der entsprechenden Zwischenveredlung auf die Wuchsstärke einer Unterlagen/Reis-Kombination gefunden werden. Die Veredlungsstellen hatten nur in relativ starken Wuchs verur-

sachenden Unterlagen geschwindigkeitshemmenden Einfluß. Von der Verteilung des ^{32}P im Stamm kann auf höhere transportierte Mengen bei starkwüchsigen Unterlagen und Zwischenveredlungen geschlossen werden, auch hier wurde keine wesentliche Beeinträchtigung des Transports durch die Veredlungsstellen festgestellt.

6. Diskussion

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war, Kriterien für Frühselektionsmethoden der Züchtung wuchsstärkeregulierender Unterlagen zu finden. Die Steuerung der Wuchsstärke durch geeignete Unterlagen ist bei vielen Weltobstsorten von größter wirtschaftlicher Bedeutung. Auch bei der Züchtung von Waldbäumen (ERNST, 1954) oder bei der Kultur von Ziergewächsen wie Rosen, Flieger u.ä. (STEFFEN, 1969) und sogar bei einigen krautigen Pflanzen wie der Tomate oder einiger Cucurbitaceen (zur Vermeidung von bodenbürtigen Krankheiten) kann die Verwendung von Unterlagen, welche die Wuchsstärke und damit auch andere Eigenschaften einer Sorte modifizieren, von Nutzen sein.

Es ging also darum, Gesichtspunkte zu finden, nach denen bei möglichst vielen Pflanzenarten Selektionsmethoden entwickelt werden können, ohne dabei das Ziel, die Züchtung von Unterlagen für Obstbäume, speziell für die Kirsche, aus den Augen zu verlieren.

Als Modellpflanzen wurden Apfelunterlagen gewählt, deren Wirkungen auf die Wuchsstärke mit ihnen veredelter Sorten seit vielen Jahren durch millionenfache Anwendung in der Praxis genau bekannt sind (de HAAS und HILDEBRANDT, 1967; TURCK 1967) und Gegenstand zahlreicher wissenschaftlicher Untersuchungen waren.

Die zwischen den unveredelten Unterlagentypen gefundenen Unterschiede, sei es auf morphologischem, anatomischem oder physiologischem Gebiet, lassen sich nur in sehr wenigen Fällen mit der Wirkung einer Unterlage auf die Wuchsstärke der gesamten gepfropften Pflanze in Zusammenhang bringen. Meist können nur Vermutungen über die Wirkung eines gefundenen Merkmals angestellt werden, da das gesamte Wachstum eines Baumes ein sehr komplexer Vorgang ist, bei dem Ursache und Wirkung meist nicht erkannt werden können.

6.1. Beiträge zur Erforschung der Unterlagen/Reis Beziehungen

Durch die Ergebnisse dieser Arbeit konnten einige neue Einblicke in die Physiologie der Unterlagen/Reis Beziehungen gewonnen werden, auf denen möglicherweise neue schnelle Selektionsmethoden in der Unterlagenzüchtung aufgebaut werden können.

6.1.1.

Eigenständigkeit von Veredlungspartnern

Die Hypothese, daß der Stoffwechsel der Veredlungspartner an einer für die Holzproduktion wichtigen Stelle umgeschaltet wird, erwies sich als nicht haltbar. Es konnte vielmehr der Eindruck gewonnen werden, daß die genetisch verschiedenen Pflanzenteile trotz gegenseitiger Abhängigkeit, was die Versorgung mit Nährstoffen angeht, nicht nur ihren typischen Stoffwechsel, sondern auch ihren Wachstumsrythmus beibehalten. Dies zeigt sich einmal an der unveränderten Verteilung radioaktiv markierter Assimilate auf die verschiedenen Triebteile und die verschiedenen chemischen Fraktionen. Zum anderen wird der zeitlich unterlagentypische Wachstumsabschluß nur wenig verändert, auch wenn diese Unterlage nur als Zwischenveredlung in einen Baum eingesetzt ist, sich also in großer Abhängigkeit von einem anderen Stoffwechsel befindet.

Dies ist allerdings keine ausreichende Erklärung für die Wirkung einer Unterlage auf die Wuchsstärke einer Pfropfsymbiose, auch wenn durch relativ früheren Triebabschluß, also kürzere Vegetationsperiode, eine Wuchsstärkenreduzierung eintreten kann (STOLLE u. LÖHRKE 1959).

Durch das Beibehalten des typischen Wachstums auch in Symbiose mit einem Pflanzenteil anderer genetischer Konstitution werden auch die typische Ausbildung von Xylem und Phloem nicht verändert. Ein Stau radioaktiver Tracer (^{32}P und ^{45}Ca) in den Veredlungsstellen nach Aufnahme über die Wurzel, deutet auf Störungen in den Übergangsstellen von einem Leitungsbahnsystem in das andere hin (BUKOVAC 1957, BUKOVAC et al. 1958). Unterschiedliche Kapazität des Wassertransports, die aus dem höheren Anteil an Gefäßen an den Zellen des Xylem abgeleitet werden kann, darf allerdings nicht zu der Annahme verleiten, der Wassernachschub für ein starkwachsendes Reis sei behindert. Auch durch weniger Leitungsbahnen ist nach CHRISTOFERI und SANTUCI (1966) die Versorgung des Sproßes mit Wasser ausreichend gesichert.

Bei den Untersuchungen mit der Aufnahme der Radioaktivität durch den abgeschnittenen Stamm, wurde allerdings bei M XI höhere Wasseraufnahme beobachtet, woraus auf höhere Transpiration geschlossen

werden kann. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch TARTARINOV (1970).

6.1.2.

Quantitative Wirkung der Unterlage auf die Assimilation

Die Zwischenveredlungen konnten zwar die typische Verteilung von Assimilaten in den ihnen aufgesetzten Reisern nicht ändern, dennoch bewirkten sie Unterschiede in der Menge der assimilierten $^{14}\text{CO}_2$ im Sproß (besonders deutlich beim ersten Begasungsversuch). Die Größe der Assimilation wird durch die Nachfrage der übrigen Pflanzenteile gesteuert. Es muß ein Gefälle von 'source to sink' vorhanden sein. Sehr deutlich ist dies bei Untersuchungen an Zuckerrüben bewiesen worden (HUMPHRIES und FRENCH, 1969) oder von MAGGS (1964) an Bäumen. Er konnte im gleichen Experiment die Bedeutung der Größe des Assimilationsapparates und seiner Kapazität als weitere limitierende Faktoren klären.

Die bei den verschiedenen Unterlagen, besonders zwischen M XI und M IX in den Untersuchungen an unveredelten Pflanzen gefundenen Unterschiede der Verteilung von Radioaktivität auf Blätter und Triebbasis, gibt ebenfalls ein Beispiel für die Wirkung des Wachstums von Pflanzenteilen auf die Menge der aus den Blättern abgerufenen Energie.

Der gegenüber den Differenzen in der Trockenmasse überproportionale Unterschied in den Mengen des assimilierten ^{14}C , läßt sich allerdings durch die Erscheinung der unterschiedlichen Attraktion von Assimilationsprodukten von mehr oder weniger stark wachsenden Pflanzenteilen nicht hinreichend erklären.

6.1.3.

Die Transportgeschwindigkeit im Phloem als limitierender Faktor der Wuchsstärke.

Die Länge des aus einer wuchsstärkenreduzierenden Unterlage gebildeten Stamms verstärkt die Wirkung der Unterlage etwa proportional zu seiner Länge (LIER 1967, LIEBSTER 1968). Auch die Wirkung einer Zwischenveredlung ist etwa proportional zu ihrer Länge und ihrem Anteil am Stamm (LOCKARD und LASHEEN 1971). So hat natürlich auch die Länge des Stamms, der vom Reis gebildet wird, ihren entsprechenden Einfluß. Apfelsorten sind im allgemeinen starkwachsend, so ist also bei ihnen eine Wuchsreduzierung durch die Länge des

Stamms nur schwierig nachzuweisen. Untersuchungen von SCHWOPE (1961) an relativ schwach wachsenden Sauerkirschen der Sorte Schattenmorelle, veredelt auf starkwachsenden *P. avium*, zeigten deutlich die Wuchsreduzierung entsprechend der Länge des von der Sorte gebildeten Stamms.

Zwischen den gemessenen Geschwindigkeiten des basipetalen Transports von ^{32}P im Stamm von verschiedenen Apfelunterlagen besteht ein enger Zusammenhang zu ihrer Wirkung auf die Wuchsstärke der mit ihnen hergestellten Veredlungskombinationen. Da mit großer Sicherheit angenommen werden kann, daß das von der Pflanze aufgenommene Phosphat in kürzester Zeit in organische Moleküle eingebaut wird (BECKER et al. 1971, HATCH und POWELL 1971, BIELESKI 1969), wurde in den Untersuchungen mit Fütterung von ^{32}P wahrscheinlich der Abwärtstransport von Assimilationsprodukten beobachtet.

Eine Behinderung des Abwärtstransportes von Assimilaten muß starke Auswirkungen auf die Wuchsstärke der ganzen Pflanze haben. Da diese Behinderungen nicht, wie häufig angenommen, von der Veredlungsstelle selbst herrühren, oder nur an den Veredlungsstellen auftreten (BUKOVAC 1957, BUKOVAC et al. 1958, DANA et al. 1963) konnte durch die Bestimmung der Verteilung des ^{32}P im Stamm nach Abschluß der Geschwindigkeitsmessungen nachgewiesen werden.

6.1.4.

Ursachen für die Unterschiede der Transportgeschwindigkeiten
Durch die physiologische Standardisierung können eine ganze Reihe von möglichen Gründen für den Regulationsmechanismus der Unterlage eliminiert werden. Die wichtigsten Synthes- und Verbrauchsorte (Sproß und Wurzel) sind genetisch gleich. Die Ursache für eine Veränderung der Translokationsgeschwindigkeit muß also im Material der Zwischenveredlung selbst liegen.

Die in dieser Arbeit angewandte Methode der Zwischenveredlung von Unterlagen mit bekannter Wirkung auf die Wuchsstärke leitete sich von den Untersuchungsmethoden der gegenseitigen einfachen Veredlung von Unterlagen untereinander ab, wie sie in großem Umfange von VYVYAN, 1955; VYVYAN und MAGGS 1954; SCHMADLAK 1969 u.a.m. durchgeführt wurden. Dabei wurden die Wirkungen von Reis und Unterlage aufeinander geprüft und die dominierende Stellung der Unterlage

über den relativ schwachen Einfluß des Reismaterials in einem veredelten Baum nachgewiesen. Das Reis hat neben der Bedeutung für die Wurzelgröße auch auf den genannten Habitus der Wurzel Einfluß (WELLER 1965). Die Wirkung einer Zwischenveredlung wurde ebenfalls bereits eingehend untersucht (Arbeiten zu dem Thema s. Einleitung). Die Anwendung der Zwischenveredlungsmethode mit den drei ausgewählten Apfelunterlagen untereinander, stellt eine Kombination der oben genannten Methoden dar.

Weiterführende Untersuchungen, die sich auf die Zwischenveredlung selbst konzentrieren können, sollten vor allem anatomische Kriterien behandeln. Nach den gewonnenen Untersuchungsergebnissen dieser Arbeit bleibt die anatomische Eigenart der verschiedenen Unterlagen weitgehend erhalten, wenn sie in Symbiose mit einem fremden Reis leben müssen.

Die Länge der Siebzellen dürfte beim Transport im Phloem eine wichtige Rolle spielen. Das von AIKMAN und ANDERSON (1971) entwickelte peristaltische Modell für die Translokation im Phloem, zeigt, daß bei optimalen Verhältnissen die Wellenlänge etwa der Zelllänge entsprechen muß.

Auch die Größe des Quertransports dürfte auf die Geschwindigkeit des basipetalen Transports Einfluß haben (SCHUMACHER 1967, ZIMMERMANN 1971). Unterschiedliche Energieniveaus können ebenfalls differierende Geschwindigkeiten des Transports im Phloem zur Folge haben (SCHUMACHER 1967).

Geklärt werden müßte auch, ob der Aufwärtstransport im Phloem schwachen Wuchs verursachender Unterlagen behindert ist. Mit ihm werden ein großer Teil der N-haltigen Substanzen in die Sprosse der Bäume geleitet (TROMP und OVAA, 1971).

Die Synthese und die Anwesenheit von Enzymen wird als weiterer Grund für Transportvorgänge im Phloem angeführt (HATCH und POWELL 1971). Die Beeinflussung des Abwärtstransports im Phloem durch den Aufwärtstransport im Xylem leitet sich von der Massenflußtheorie ab (RICHARDSON 1968). Hierbei könnten die Unterschiede in der Xylemanatomie eine Rolle spielen.

Es müßten auch die verschiedenen Wuchsstoffkonzentrationen erfaßt werden, da z.B. Indolelessigsäure den Transport von Assimilaten entscheidend beeinflussen kann (HATCH und POWELL 1971, LEPP und PEEL, 1970, 1971; BOWEN und WAREING, 1971). Unterschiede

im qualitativen wie auch quantitativen Gehalt an einigen endogenen wuchsregulierenden Substanzen in der Rinde vom M XI und M XVI fanden MARTIN und STAHL (1967) bzw. MARTIN und WILLIAMS (1967).

Bei einem verlangsamten Abtransport der Assimilate aus den Blättern kommt es zu einer Einschränkung der Photosynthese, zum anderen auch zu einem gewissen Überschuß an Assimilaten in den oberen Pflanzenteilen, besonders steigt der Gehalt an reduzierenden Zuckern. (DANA et al. 1963, MAGGS 1964, RAO und BERRY 1940). Hier sind allerdings bei der Beurteilung der Untersuchungsergebnisse die starken Tagesschwankungen zu berücksichtigen (CHONG und TAPER 1971).

Eine Anreicherung von Assimilaten in den Trieben der Obstbäume fördert wahrscheinlich die Blütenbildung (FEUCHT 1968) und die Vergrößerung der Früchte und eine stärkere Ausfärbung. Schwachen Wuchs verursachende Unterlagen führen in den meisten Fällen zu früherer Blüteninduktion. Diese Erscheinung wird von einigen Züchtern von Obstsorten zur Verkürzung der juvenilen Phase ausgenutzt (CAMPBELL 1961).

Die höhere Konkurrenz zwischen Früchten und anderen wachsenden Pflanzenteilen um Nährstoffe und Assimilate wird die wuchsstärke-reduzierende Wirkung entsprechender Unterlagen noch verstärken. Meist haben diese Bäume dann noch einen stärkeren Fruchtbehang pro Blattmasse als starkwachsende, so daß der wachstumshemmende Effekt sich aufschaukeln kann (BARLOW 1963, AVERY 1970).

Früherer Blüteansatz kann aber auch durch spezielle Kulturmethode, die das Wachstum so weit wie möglich fördern, erreicht werden (VISSER 1970). Einen interessanten Beitrag zu diesem Gebiet lieferte ZIMMERMANN, R.H. (1971) mit der Beschreibung eines Experimentes zur Ertragsverfrühung bei Crabapple Sämlingen. Sie wurden eintrieblich so hoch wie nur möglich gezogen und setzten in bestimmten hochgelegenen Regionen des Triebes Blüten an. Diese Erscheinung kann mit Transportleistungen in Verbindung gebracht werden. Bei sehr großen Strecken kann es zu Akkumulationen von nicht mehr abtransportierten Assimilaten kommen. Von CURTIS (1968) LYR et al. (1967) wird das Altern von Bäumen ebenfalls in Zusammenhang mit den durch die mit dem Wachstum immer größer werdenden Transportwegen gebracht. Es kann dabei die Koordination innerhalb eines Baumes verloren gehen, besonders wenn Wachstumsregulatoren, durch die langen Transportwege behindert, nicht mehr

zu rechten Zeit und in genügender Menge an den Wirkungsort gelangen.

Eine Verminderung der Geschwindigkeit des basipetalen Transports von Assimilaten hat gewiß großen Einfluß auf das Wachstum veredelter Bäume, der mit dem Alter und der Höhe zunehmen dürfte.

Da auch in unveredelten Bäumen je nach bekannter Wuchsstärke unterschiedliche Geschwindigkeiten gemessen wurden, könnte hierin sogar ein allgemeines Prinzip der typischen Wuchsstärke wenn nicht von allen höheren Pflanzen so zumindest von Bäumen liegen.

6.2.

Beiträge zur Entwicklung von Selektionsmethoden in der Züchtung von Obstunterlagen.

6.2.1.

Bisher gebräuchliche Methoden

Ohne Zweifel ist die Methode mehrjähriger Felduntersuchungen die genaueste aller Selektionsmethoden der Züchtung, sofern in der Planung auch die statistische Auswertbarkeit nach dem Untersuchungszeitraum bedacht wird. Der Vorteil der Methode liegt im unzweifelhaften Ergebnis, der Nachteil in der langen Untersuchungszeit und dem großen Arbeitsaufwand. Nach den Untersuchungen in East Malling von PRESTON (1958) kann eine endgültige Beurteilung der Wirkung von Apfelunterlagen erst nach 15 Standjahren veredelter Bäume erfolgen. Erst dann hat sich die Wirkung der Unterlage auf die Wuchsstärke der jeweiligen Kombination voll manifestiert. Eine Ausnahme bildet selbst nach so langer Zeit noch die Apfelunterlage M XVI. Die mit ihr gebildeten Kombinationen überholen in der Wuchsstärke die Bäume mit M II als Unterlage erst zwischen dem 15. und dem 20. Standjahr (PRESTON, 1958).

Die praxisnahen Felduntersuchungen sollten also nur für die abschließende Beurteilung bereits vorselektierter Unterlagen benutzt werden, wie es in East Malling schon seit Jahren durchgeführt wird (PRESTON 1966, 1967).

Ein geeignetes Frühselektionsmerkmal für Apfelunterlagen ist z.B. das unterschiedliche Rinde/Holz Verhältnis in den Wurzeln 1. Ordnung (BEAKBANE, 1956; ROGERS und BEAKBANE, 1956; McKENZIE, 1961; BUSCH und WINKLER, 1961). Für die Selektion von Unterlagen mit bestimmtem Einfluß auf die Wuchsstärke bei anderen Obstarten hat sich dieses Merkmal allerdings bisher als ungeeignet erwiesen.

Das Rinde/Holz Verhältnis ist keine konstante Größe. Alter und etwaiger Fruchtbehang verändern es in Richtung höherer Werte (ROBERTS und BLANEY, 1967). Auch kann es durch das aufveredelte Reis erhöht werden (RAMIREZ und TABUENCA, 1964).

Andere Merkmale, die mit geringem Erfolg ebenfalls für die Frühselektion in der Züchtung von Obstunterlagen herangezogen wurden, sind bereits in der Einleitung erwähnt worden. Sie lassen sich

möglicherweise in Kombination mit den im folgenden diskutierten Ergebnissen dieser Arbeit auch für die Lösung unserer Probleme benutzen.

6.2.2.

Terminwahl für die Selektion

Ein Gesichtspunkt, der bei der Entwicklung neuer Selektionsmethoden besondere Beachtung verdient, ist der Termin der jeweiligen Untersuchung im Zusammenhang mit dem Testmerkmal.

Die Untersuchungstermine waren nach dem physiologischen Zustand der Bäumchen ausgewählt. Nach SAAVEDRA (1971) sind im Triebwachstum der verschiedenen Apfelunterlagen bis zu einer Trieblänge von etwa 40 cm, was etwa einer Blattzahl von 20 - 25 entspricht (oder der Zeit bis Ende Juni), keine Unterschiede in den Zuwachsraten von Trieblänge oder Stammumfang festzustellen.

Beim Frühjahrsaustrieb und dem ersten Zuwachs spielen noch die mobilisierbaren Kohlenhydrat-Reserven eine große Rolle, wenn auch die für andere Pflanzenteile ausnutzbare Abgabe von Assimilationsprodukten schon aus in ihrer Größe noch nicht voll entwickelten Blättern erfolgt (HANSEN 1967, 1971; BACHOFEN und WANNER 1962). In der vorliegenden Untersuchung wurde als erster Termin das 20-Blattstadium gewählt. Bäumchen des gleichen Entwicklungszustandes benutzte auch QUINLAN (1965, 1966) für seine Untersuchungen über die Richtung der Assimilatverteilungen.

In diesem Wuchsstadium, in dem keine Unterschiede im Wachstum festgestellt wurden gelang bereits die Messung unterschiedlicher Geschwindigkeiten des basipetalen Transports im Stamm und auch die Beobachtung unterschiedlicher Verteilungen von Assimilaten im Sproß.

Das 30 Blattstadium, das zum Abschluß der Untersuchungen mit der Dochtfütterung erreicht war, zeigte schon deutliche Unterschiede in der akkumulierten Trockenmasse. Hier war die Verteilung der Radioaktivität auf die einzelnen Pflanzenteile deutlicher unterschieden.

Die für die Untersuchungen mit $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung gewählten späten Termine zeigten bei den Ernteergebnissen der Trockenmassen, wie stark die Wuchsstärken der verschiedenen Unterlagen auseinander gehen können. Hier konnte vor allem der unterschiedliche Wachstumsabschluß - der morphologisch noch nicht zu erkennen war - auf

physiologischem Gebiet durch die Unterschiede im Alkoholextrakt nachgewiesen werden.

Die Stoffwechselaktivität läßt im Herbst innerhalb der Pflanzengruppen individuell unterschiedlich nach, so daß in dieser Zeit nicht viele Untersuchungsmethoden mit Erfolg eingesetzt werden können. Der günstigste Termin für den Ansatz von Selektionsmethoden scheint beim Apfel also um das 30 Blattstadium des Sprosses zu liegen, also relativ spät in der Vegetationsperiode. Da in dieser Zeit eine ganze Reihe von Testmöglichkeiten ebenfalls gegeben sind, bietet sich der Termin auch für die Entwicklung anderer Frühselektionsmethoden an.

6.2.3.

Wahl des Test-Reises

Für die Entwicklung neuer Selektionsmethoden ist die Erscheinung von Bedeutung, daß viele der durch die Zwischenveredlung induzierten Veränderungen nur in der Gruppe mit der starken Wuchs verursachenden und selbst starkwachsenden Unterlage M XI als Wurzel und Reis erkennbar sind. Es empfiehlt sich also wahrscheinlich, für die Testung der Unterlagenwirkung Reiser von bekannt starkwachsenden Sorten oder Unterlagen zu verwenden. Allerdings ist im starkwachsenden Reis der Einfluß von Veredlungsstellen größer als in schwächerwachsenden. Durch die zwei Veredlungsstellen der Zwischenveredlung wurde die Geschwindigkeit des basipetalen Transports im Stamm von M XI um 27 % reduziert, während in M IX keine Behinderung festgestellt wurde. Der Einfluß der mechanischen Operation geht allerdings mit den Jahren zurück (TUCKEY 1964, de HAAS 1969).

6.2.4.

Methoden der Verteilungsbestimmungen von Assimilaten

Die Bestimmung der Verteilung von radioaktiv markierten Zuckern im Sproß kann nach dieser Untersuchung eine Basis für die Selektion von Unterlagen bilden. Die Methoden der Bestimmung der ^{14}C -Radioaktivität bedürfen daher eines Vergleiches.

Die genaueste Bestimmung der schwachen Beta-Strahlung ist bei Serienanalysen z.Zt. in Flüssigkeitsscintillationszählern möglich. Nicht nur weil die Ausbeute dieser Geräte (mit etwa 70 - 90 % bei mittlerem Quench) für ^{14}C sehr hoch liegt (bei niedrigem background von etwa 20 Imp/min.), sondern auch, weil nach Ermittlung

einer Quenchkorrekturkurve mit Hilfe eines externen Standards ein on line geschalteter Rechner eine genaue und rasche Bestimmung der Zerfälle/min (dpm) ermöglicht.

Eine Überprüfung dieser Methode mit Hilfe von internen Standards ergab, da die Aufbereitungsmethoden standardisiert waren, Streuungen der Meßwerte von nur $\pm 1,6\%$; diese Werte lagen innerhalb der durch die Statistik des radioaktiven Zerfalls bedingten Fehler. Zunächst war bei allen Proben mit einmaliger Wiederholung der Aufbereitung von Anfang an gearbeitet worden. Die geringen Abweichungen ermöglichten, später nur mit einer Probe zu arbeiten, so daß hier viel Material und Zeit eingespart werden konnte (Nur bei Proben, die ganz 'aus dem Rahmen fielen' (Fehlermöglichkeit z.B. Quench außerhalb des üblichen Bereichs, radioaktiv verseuchte Probengläschen, Spülmittelrest u.ä.), wurde eine Wiederholung des gesamten Aufbereitungsganges doppelt durchgeführt.

Nachteile der Bestimmung der Radioaktivität durch Flüssigkeits-scintillation sind einmal die relativ hohen Kosten je Einzelprobe und der recht schwierige und zeitraubende Aufarbeitungsgang, z.B. mit der Verbrennung nach Schöniger Verbrennungsautomaten werden hier allerdings bald Abhilfe schaffen.

Die Schöniger Verbrennung konnte durch die Anwendung von Solubilizern (Soluene-100; Hyamine 10-X), die im Probengläschen das organische Material auflösen und so eine Scintillationsmessung ermöglichen sollen, nicht umgangen werden. Einige Reste, wahrscheinlich Cellulose, wurden nicht angegriffen.

Eine Naßverbrennung nach SAUERBECK und FÜHR (1966) bringt zeitlich keinen Gewinn.

Arbeitet man mit ^{32}P , ist die Bestimmung der Radioaktivität apparativ einfach und zeitlich nicht belastend durchzuführen. Die Messungen unter einem automatischen Scanner liefern bei Beachtung der gleichen Geometrie, genaue Bilder der Verteilung. Die Abweichung von Meßwiederholungen lag bei etwa $\pm 2\%$.

Für Selektionsmethoden, die auf Bestimmungen von Radioaktivitätsverteilungen aufgebaut werden, sollten möglichst Methoden der Messungen an intakten Pflanzen gewählt werden. Andere Verfahren sind zwar genauer, lassen sich aber in den großen Serien bei der Selektionsarbeit in der Züchtung nur mit zu großem Aufwand durchführen.

Die Messungen flüssiger Proben ist allerdings durch die Flüssigkeitszentrifugations-Methode ideal gelöst.

Einfacher ist die Bestimmung der Radioaktivität von außen an der intakten Pflanze. Am einjährigen Sproß sind Messungen mit dieser Methode allerdings wegen der großen Unterschiede des Materials und der damit verbundenen sehr unterschiedlichen Absorption der Betastrahlung nicht möglich. Die Bestimmung der Radioaktivität im Stamm bei allen gleichalten Varianten war für unsere Zwecke genau genug. Die Streuung der Meßwerte lag zwar bei etwa 8 %. Es traten aber so große Unterschiede zwischen den Varianten auf, daß eine Auswertung durch die große Zahl der leicht durchführbaren Wiederholungen möglich war.

Die Bestimmung der ^{14}C Radioaktivität gemahlenen Pflanzenmaterials unter Methandurchflußzählern in unendlich dicker Schicht (HANSEN 1967) war auf Grund der oft nur geringen Mengen an Pflanzensubstanz nicht möglich. Auch ist diese Methode außerordentlich schlecht standardisierbar, wenn verschiedene Ausgangsmaterialien vorliegen.

6.2.5.

Methode zur Bestimmung von Assimilation und Dissimilation

Bei den $^{14}\text{CO}_2$ -Begasungen fiel als Nebenprodukt eine weitere Methode an, nach der Selektionsmethoden entwickelt werden könnten. Es handelt sich um die Messung der Radioaktivität der Luft der Pflanzenkabinen.

GLIEMEROTH (1962) stellte bei Birnen eine Beeinflussung der Atmung pro Blattfläche durch die Wahl der Unterlage fest. Hohe Atmungsintensität deutet stets auf hohe Stoffwechselaktivität hin (BEAKBANE 1966, GLIEMEROTH 1962, TUKEY 1964). Die Nettoassimilation liegt aber bei Kombination einer Sorte mit einer starken Wuchs verursachenden Unterlage trotz hoher Atmung deutlich höher als bei Bäumen der gleichen Sorte mit stärker wuchsreduzierenden Unterlagen (FRIEDRICH und SCHMIDT 1964). Bei schwachwachsenden Unterlagen ist die Atmungsintensität allerdings im Verhältnis zu dem Anteil an lebendem Gewebe geringer als bei starkwachsenden Unterlagen-Typen (BEAKBANE 1956).

Mit dem Versuchsaufbau wäre es nach geringen Änderungen möglich, Assimilations- und Dissimilationsverlauf quantitativ auch bei Einzelpflanzen relativ einfach zu erfassen, wie es sich für die Pflanzengruppe recht genau machen ließ (s.S. 27 und Zeichnung 9).

6.2.6.

Vergleich der Applikationsmethoden

Ein Vergleich der Methoden der Applikation von radioaktiv markierten Tracern zeigt für die Entwicklung von Testmethoden die Möglichkeit, daß auch mit Zugabe von Glukose über einen Docht in den Stamm, ja sogar mit der Aufnahme der Radioaktivität über dem abgeschnittenen Stamm exakte Bestimmungen typischer Verteilungsmuster möglich sind. Die Zugabe radioaktiver Lösungen über einen Blattstiel wurde nur mit ^{32}P geprüft. Sie ist von den Methoden mit künstlicher Applikation die schonendste. Begasungen von ganzen Pflanzen sind für Untersuchungen von Stoffwechselvorgängen allerdings unersetzbar und vom physiologischen Standpunkt gesehen am geeignetsten.

6.2.7.

Messungen der Geschwindigkeit des basipetalen Transports

Sehr gut bewährt hat sich in dieser Untersuchung die Anwendung von ^{32}P für die Messung der Geschwindigkeit des basipetalen Transports im Stamm. Diese Methode ist zwar nur mit einigem apparativem Aufwand durchführbar, dann aber recht einfach zu handhaben. Hier mußten allerdings die äußeren Bedingungen für die Pflanzen konstant gehalten werden, da der Transport von Assimilaten durch Änderung von Umweltfaktoren, besonders durch Temperaturunterschiede zwischen Wurzel und Sproß, stark beeinflußt werden kann (NELSON 1963)

Eine Schwierigkeit, die auch schon die Auswertung von ^{32}P -Bewegungen beim acropetalen Transport in Pflanzen behinderte (ZIMMERMANN 1971), ist die Ungenauigkeit bei der Auswertung der ansteigenden Kurven, die den Verlauf der Zählraten in den beiden Zählrohren anzeigen. Der Fußpunkt der Kurve ist in einigen Fällen nicht genau fixiert (BEAKBANE 1956). Durch Veränderungen der Dämpfung der Ratemeter und langsamen Vorschub des Schreiberpapiers konnte diese Schwierigkeit der Methode aber weitgehend behoben werden, zumal die ermittelten großen Unterschiede zwischen den Varianten und die Zahl der Wiederholungen auch statistisch die Genauigkeit der Einzelergebnisse zeigte.

Für die Entwicklung von Frühselektionsmethoden der Züchtung von Unterlagen ist die Methode der Messung der Geschwindigkeit des basipetalen Transports im Stamm eine geeignete Grundlage. Da bei der Züchtung zunächst nur Einzelpflanzen vorhanden

sind, deren Zerstörung durch Testmethoden unsinnig wäre, bietet dieses Verfahren die Möglichkeit der Untersuchung an der unverletzten Pflanze.

Das entwickelte Verfahren ist zwar noch mit einigen Fehlern behaftet. Die Streuung der Ergebnisse könnte für die Beurteilung von Einzelpflanzen noch zu groß sein, es kann damit aber in einer Vorselektion die 'Spreu vom Weizen' getrennt werden.

Nach Abklingen der Radioaktivität (die Halbwertszeit von ^{32}P beträgt nur 14,2 Tage), steht die getestete Unterlage für die Weitervermehrung wieder zur Verfügung.

Zusammenfassung

An verschiedenen unveredelten und zwischenveredelten Malusunterlagenklonen mit bekannter Wuchsstärkenwirkung wurden mittels ^{14}C -Glukose, $^{14}\text{CO}_2$ und ^{32}P (als Orthophosphat) Untersuchungen über die Mechanismen der Beeinflussung der Wuchsstärke durch die Partner in Veredlungskombinationen durchgeführt.

Zur Standardisierung der Versuchspflanzen wurden die Zwischenveredlungen mit drei Malustypen (M XI, M VII, M IX) untereinander so durchgeführt, daß jeweils Wurzelunterlage und Sproß aus genetisch gleichem Material bestanden und nur die Zwischenveredlungen variiert wurden. Es entstanden neun Varianten, von denen die drei autoplastisch zwischenveredelten (XI,XI,XI; VII,VII,VII; IX,IX,IX) als Testpflanzen für die Wirkung der Veredlungsstellen selbst dienten.

Folgende Ergebnisse sollen herausgestellt werden:

1. Ein von der genetischen Konstitution her starkwachsender Klon akkumulierte in der gleichen Zeit und bei gleicher Größe mehr markierte Assimilate im Sproß als ein schwachwachsender. Der Einfluß verschieden stark wachsender Zwischenveredlungen auf diese Eigenschaft konnte nur festgestellt werden, wenn das Reis aus starkwachsendem Klonmaterial bestand.
2. Die Verteilung der Kohlenhydrate auf die verschiedenen Sproßteile steht in Abhängigkeit von der Wuchsstärke der Klone. Bei starkwachsenden Typen war von der gesamten Radioaktivität des Sprosses der Anteil der Blätter relativ niedriger als bei den schwachwachsenden, der Anteil der Holztriebbasis dagegen höher.
3. Die Verteilung der Radioaktivität auf Teile eines zwischenveredelten Stammes war abhängig vom Klontyp des Veredlungsmaterials. In Stammteilen aus starkwachsendem Material war der Gehalt an Radioaktivität geringer als in schwachwachsenden Teilen.
4. Aus der Verteilung der Radioaktivität auf verschiedene chemische Fraktionen (Alkohol- und Heißwasserextrakt, Holo- und Hemicellulose, Cellulose und Lignin) konnte nicht auf einen grundlegend anderen

Kohlenhydratstoffwechsel bei den verschiedenen Malusklonen geschlossen werden.

5. Die Veredlungspartner behalten trotz großer gegenseitiger Abhängigkeit eine gewisse Selbständigkeit. Es wurden z.B. deutliche Unterschiede beim Wachstumsabschluß in Stammteilen homoplastisch zwischenveredelter Klone festgestellt.

6. Die gemessenen Geschwindigkeiten des basipetalen Transports von ^{32}P im Stamm der verschiedenen Unterlagentypen und ihre Variation durch die Zwischenveredlungen zeigten Parallelität zur bekannten Wuchsstärkenwirkung der untersuchten Klone in Veredlungskombinationen.

7. Die Unterschiede zwischen theoretisch errechneten Transportgeschwindigkeiten und den gemessenen machten die gegenseitige Beeinflussung der Veredlungspartner auf die Geschwindigkeiten des basipetalen Transports in den verschiedenen Stammteilen deutlich.

8. Transporthemmungen durch die Veredlungsstellen selbst konnten nur in starkwachsenden Unterlagenklonen festgestellt werden.

Im Hinblick auf die Entwicklung von Frühselektionsmethoden in der Züchtung von Obstunterlagen mit bestimmter Wuchsstärkenwirkung erscheint vor allem die Bestimmung der Geschwindigkeit des basipetalen Transports erfolgversprechend.

Bei diesem Verfahren bleiben die untersuchten Pflanzen ungestört erhalten, was bei der Selektion von Kreuzungsnachkommen besonders vorteilhaft ist, da zunächst nur Einzelpflanzen vorliegen.

Literaturverzeichnis

- AIKMAN, D.P., ANDERSON, W.P. (1971): A quantitative investigation of a peristaltic model for phloem translocation
Ann.Bot. 35, 761-72
- AVERY, D.J. (1970): Effects of fruiting on the growth of apple trees on four rootstock varieties
The New Phytologist 69, Nr. 1, 19
- BACHOFEN, R., WANNER, H. (1962): Transport und Verteilung von markierten Assimilaten
Ber. Schweiz. Bot. Ges. 72, 272-85
- BARLOW, H.W.B. (1963): An interim report on a long-term experiment to assess the effect of cropping on apple tree growth
Rep. E.Malling Res. Sta. for 1962 (1963), 84-93
- BEAKBANE, A.B. (1956): Possible mechanisms of rootstock effect
Ann. Appl. Bot. 44, 517-21
- BEAKBANE, A.B. (1966): A relationship between leaf structure and growth potential in apple
Ann. Appl. Biol. 60, 67-76
- BEAKBANE, A.B. (1967): The dwarfing effect of a tetraploid sport of M XII apple rootstock
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1966 (1967), 96
- BECKER, D., KLUGE, M., ZIEGLER, H. (1971): Der Einbau von ^{32}P in organische Verbindungen durch Siebröhrensaft
Planta 99, Nr. 2, 154
- BELOSERSKI, A.N., PROSKURJAKOW, N.L. (1956): Praktikum der Biochemie der Pflanzen
Dt. Ver. d. Wiss. Berlin
- BIELESKI, R.L. (1969): Phosphorus compounds in translocating phloem
Plant Physiol. 44, 497-502
- BOWEN, M.R., WAREING, P.F. (1971): Further investigations into hormone directed transport in stems.
Planta 99, Nr. 2, 120
- BROUWER, R. (1968): Beziehungen zwischen Sproß- und Wurzelwachstum
Angew. Bot. XII, 244
- BUKOVAC, M.J. (1957): Effect of stock-scion interrelationships and graft unions upon nutrient absorption and transport in higher plants as indicated by radioaktiv isotopes
Ph. D. Thesis, Mich. State Univ.
- BUKOVAC, M.J., WITTWER, S.H., TUKEY, H.B. (1958): Effect of stock-scion interrelationships on the transport of ^{32}P and ^{45}Ca in the apple
Jour. Hort. Sci. 33, 145-52

- BUSCH, R., WINKLER, G. (1961): Über holzanatomische Untersuchungen zur Frühselektion von Obstunterlagen
Arch. Gtb. 2, 278-315
- CAMPBELL, A.J. (1961): Shortening the juvenile phase of apple seedlings
Nature, 191, 517
- CAMPBELL, A.J. (1971): A comparison of the growth of young apple trees on virus-infected and healthy rootstocks
J.hort.Sci. 46, 13-16
- CHONG, C., TAPER, C.D. (1971): Daily variation of sorbitol and related carbohydrates in *Malus* leaves
Con. Journ. Bot. 49, Nr. 1, 173
- CHRISTOFERI, G., SANTUCI, A. (1966): Observations on the water conducting capacity of some graft combinations in pears
Hort. Abstr. 36, 6021
- COMAR, C.L. (1955): Radioisotopes in Biology and Agriculture
McGraw-Hill Book Company, New York
- CURTIS, H.J. (1968): Das Altern - Die biologischen Vorgänge
Fischer, Stuttgart, S. 103 ff.
- DANA, M.N., LANTZ, H.L., LOOMIS, W.E. (1963): Studies on translocation across dwarf interstocks
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 82, 16-24
- ERNST, W. (1954): Züchtung schnellwachsender Baumrassen in Schweden
Verl. Kommentator, Frankfurt
- FEREE, M.E., BARDEN, J.A. (1971): The influence of strains and rootstocks on photosynthesis, respiration and morphology of 'Delicious' apple trees.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 96, 453
- FEUCHT, W. (1968): Fruchtholz und Ertrag bei Obstbäumen
Ulmer, Stuttgart, S. 56 ff.
- FORCHE, E. (1968): Unterlagen/Reis Beziehungen bei Obstbäumen
Diplomarbeit, Inst. f. Obstbau, Giessen
- FREUDENBERG, K., NEISH, A.C. (1968): Constitution and Biosynthesis of Lignin
Springer Verl., Berlin-Heidelberg-New York
- FREUDENBERG, K. (1954): Isolierung und Bestimmung des Lignins aus: Paech-Tracey, Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, Bd. III, 508 ff.
- FRIEDRICH, G., SCHMIDT, G. (1964): Weitere Untersuchungen über Assimilation und Atmung bei Äpfeln
Physiologische Probleme im Obstbau, Tagungsber. Pillnitz

- GLIEMEROTH, K. (1962): Eine physiologische Methode zum Nachweis der Wechselbeziehungen zwischen der Unterlage und dem Reis veredelter Obstgehölze
Physiologische Probleme im Obstbau, Tagungsber. Pillnitz
- GLIEMEROTH, K. (1964): Der Einfluß von Unterlage und Reis auf die Oxidationssysteme der Blätter von Birnenveredlungen
Physiologische Probleme im Obstbau, Tagungsber. Pillnitz
- HAAS, P.G. de, HILDEBRANDT, W. (1967): Die Unterlagen und Baumformen des Kern- und Steinobstes
Ulmer, Stuttgart
- HAAS, P.G. de (1967): Untersuchungen über die Wechselwirkungen zwischen 2 bzw. 3 Veredlungspartnern beim Apfel
Proc. 16th Int. Hort. Congr. Brussels 1, 164
- HANSEN, P. (1967): ^{14}C -studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates
Physiol. Plant. 20, 382-91
- HANSEN, P. (1967): ^{14}C -studies on apple trees II. Distribution of photosynthates from top and base leaves from extension shoots
Physiol. Plant 20, 720-25
- HANSEN, P. (1967): ^{14}C -studies on apple trees. III. The influence of season on storage and mobilization of labelled compounds
Physiol. Plant 20, 1103-11
- HANSEN, P. (1970): ^{14}C -studies on apple trees. VI. The influence of the fruit on the photosynthesis of the leaves, and the relative photosynthetic yields of fruits and leaves
Physiol. Plant 23, 4
- HANSEN, P. (1971): ^{14}C -studies on apple trees. VII. The early seasonal growth in leaves, flowers and shoots as dependent upon current photosynthates and existing reserves
Physiol. Plant. 24, 469-73
- HART, C.E. (1963): Translocation as a factor in photosynthesis
Naturwiss. 50, 666-67
- HATCH, A.H., POWELL, L.E. (1971): Hormone-directed transport of ^{32}P in *Malus silvestris* seedlings.
J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96, Nr. 2, 230-34
- HATCH, A.H., POWELL, L.E. (1971): Hormone-directed transport of certain organic compounds in *Malus silvestris* seedlings
J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96, 399-4000
- HILKENBÄUMER, F. (1959): Einfluß von Zwischenveredlungen bei Apfelsorten
Erw. Obstbau 1, 171-73

- HOWARD, G.S., HILDRETH, A.C. (1963): Induction of callus tissue on apple grafts prior to field planting and its growth effects
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 82, 11-15
- HUMPHRIES, E.C., FRENCH, S.A.W. (1969): Photosynthesis in sugar beet depends on root growth
Planta 88, 87-90
- JENSEN, W.A. (1962): Botanical Histochemistry
Freemann, San Francisco
- JERMYN, M.A. (1956): Cellulose und Hemicellulose
aus: Paech-Tracey, Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, Bd. II, 196 ff.
- KLAUDITZ, W. (1957): Zur biologisch-mechanischen Wirkung der Cellulose und Hemicellulose im Festigungsgewebe der Laubhölzer
Holzforschung, 11, 110-116
- LANGE, A.H. (1969): Reciprocal grafting of normal and dwarf Solo papaya on growth and yield
HortScience 4, 304-306
- LEPP, N.W., PEEL, A.J. (1970): Some effects of IAA and kinetin upon the movement of sugars in the phloem of willow
Planta 90, 230
- LEPP, N.W., PEEL, A.J. (1971): Influence of IAA upon the longitudinal and tangential movement of labelled sugars in the phloem of willow
Planta 97, 50
- LIEBSTER, G. (1968): Untersuchungen über den Einfluß der Veredlungshöhe bei 'Cos Orangen Renette' auf M IX auf Wuchs und Ertrag in den ersten 6 Jahren
Erw. Obstbau, 10, 21
- LIER, P. van (1967): Warum hochveredelte Cox?
Rhein. Monatsschrift 55, 128-29
- LOCKARD, R.G., LASHEEN, A.M. (1971): Effects of rootstock and length of interstem on growth of one-year-old apple plants in sand culture
J.Amer.Soc.Hort.Sci. 96, 17-20
- MAC RAE, J.C. (1971): Quantitative measurement of starch in very small amounts of leaf tissue
Planta 96, 101
- MAGGS, D.H. (1964): Growth rates in relation to assimilates supply and demand: I. Leaves and roots as limiting regions
J.Exp. Bot. 15, 574-83
- MARTIN, G.C., STAHLY, E.A. (1967): Endogenous growth regulating factors in bark of EM IX and XVI apple trees.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 91, 31-38

- MARTIN, G.C., WILLIAMS, M.W. (1967): Comparison of some biochemical constituents of EM IX and XVI bark
HortScience 2, 154
- McKENZIE, D.W. (1961): Rootstock-scion interaction in apples with special reference to root anatomy
J.hort.Sci. 36, 40-47
- MESSER, G., LAVEE, S. (1969): Studies on vigour and dwarfism of apple trees in an in vitro culture system
J.hort.Sci. 44, 219-33
- NELSON, C.D. (1963): Effect of climate on the distribution and translocation of assimilates
aus: Evans, L.T.: Environmental control of plant growth
Academic Press, London
- PRESTON, A.P. (1958): Apple rootstock studies: Thirty-five years' results with Cox'orange Pippin on clonal rootstocks
J.hort.Sci. 33, 194-201
- PRESTON, A.P. (1959): Apple rootstock studies: Growth and cropping of Cox'Orange Pippin on some Malling and Malling Merton rootstocks
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1958 (1959), 47
- PRESTON, A.P. (1959): Thirty-five-years' results with some Malling clonal apple rootstocks
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1958 (1959), 148
- PRESTON, A.P. (1965): Field trials with M 26
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1964 (1965), 196
- PRESTON, A.P. (1966): Apple rootstock studies: Fifteen years' results with Malling Merton clones
J. hort. Sci. 41, 349-60
- PRESTON, A.P. (1967): Scion weight and cropping of Cox' Orange Pippin and Jonathan apples on some Malling and Malling-Merton rootstocks
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1966 (1967), 98
- PRESTON, A.P. (1967): Apple rootstock studies: Fifteen years' results with some M IX crosses
J.hort.Sci. 42, 41-50
- PRIESTLEY, C.A. (1963): Carbohydrate resources within the perennial plant. Tech.Commun.Commonw. Bur.Hort.Plantn.
Crops No. 27, East Malling, Maidstone, Kent
- PRIESTLEY, C.A. (1969): Some aspects of the physiology of apple rootstock varieties under reduced illumination
Ann. Bot. 33, 967-80
- QUINLAN, J.D. (1965): The pattern of distribution of ¹⁴carbon in a potted apple rootstock following assimilation of carbon dioxide by a single leaf
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1964 (1965), 117-18

- QUINLAN, J.D. (1966): The effect of partial defoliation on the pattern of assimilate movement in an apple rootstock Rep. E. Malling, Res. Sta. for 1965 (1966), 128
- RAMIREZ, D., TABUENCA, M.C. (1965): The reciprocal effects of Malling IX and Malling XVI apples
An. Estac. exp. Aula Dei 7, 165-74
- RAO, Y.N., BERRY, W.E. (1940): The carbohydrate relations of a single scion variety grafted on Malling rootstocks IX and XII. A contribution to the physiologie of dwarfing J.Pom.Hort.Sci. 18, 193-225
- RICHARDSON, M. (1968): Translocations in plants
Arnold, London
- ROACH, W.A., ROBERTS, W.O. (1945): Further work on plant injection for diagnostic and curative purpose
Techn.Comm. No. 16, Imp. Bur.Hort.and Plantn.Crops
- ROBERTS, A.N., BLANEY, L.T. (1967): Qualitative, quantitative, and positional aspects of interstock influence on growth and flowering of the apple ---
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 91, 39-50
- ROGERS, W.S., BEAKBANE, A.B. (1957): Stock and Scion relations
Ann. Rev. Plant Phys. 8, 217-234
- ROGERS, W.S. (1958): Malling 26, a new semi-dwarfing apple rootstock
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1957 (1958) 48
- SAAVEDRA, E. (1971): Experimentelle Untersuchungen zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie von Malus-Unterlagen
Dissertation, Giessen
- SAUERBECK, D., FÜHR, F. (1966): Routineverfahren zur empfindlichen Messung der Menge und Radioaktivität von ¹⁴C.
Landw. Forschg. Sh. 20, 75-84
- SCHMADLAK, J. (1967): Einfluß von Apfelunterlagen auf Blütenprodukt und Fruchtansatz
Arch. Gtb. 15, 1
- SCHMADLAK, J. (1969): Untersuchungen über vegetativ vermehrbare Apfelunterlagen: V. Austauschveredlungen von vegetativen Apfelunterlagen
Arch. Gtb. 17, 499-511
- SCHUMACHER, W. (1967): Die Fernleitung der Stoffe im Pflanzenkörper. aus: Hdb. Pflanzenphys. Bd. XIII, 131 ff.
Springer, Berlin-Heidelber-New York
- SCHWOPE, D. (1961): Einfluß der Stammhöhe auf Wuchs und Ertrag bei Schattenmorellen
Arch. Gtb. 9, 317-326

- SCHÖNTIGER, W. (1955): Eine mikroanalytische Schnellbestimmung von Halogenen
Microchim. Acta 123
- SCHULZ, F. (1958): Der Einfluß der Zwischenveredlungen auf die Entwicklung der Apfelsorte Berlepsch
Mitt. Klosterneuburg, 8, 82-87
- SMITH, N.G., ROGERS, W.S. (1960): Higher budding of apple rootstocks. Rep. E. Malling Res. Sta. for 1960 (1961), 49
- STEFFEN, L. (1969): Rosen unter Glas und Treibgehölze
Ulmer, Stuttgart
- STOLLE, G., LÖHRKE, L. (1959): Der Einfluß von Standort, Unterlage und Sorte auf Triebabschluß und Wuchsleistung einjähriger Veredlungen beim Apfel
Arch. Gtb. 7, 359-61
- SWEET, G.B., WAREING, P.F. (1966): Role of plant growth in regulating photosynthesis
Nature 210, 77-79
- TAPER, C.D., LING, R.S., HUTCHINSON, A. (1963): Note on the estimation of apple rootstock vigor by the electrical conductivity of water extract
Canad. J. Plant. Sci. 43, 228-30
- TATARINOV, A.N. (1970): Causes of early bearing in apples
Hort. abstr. 1, 215
- TROMP, J., OVAA, J.C. (1971): Phloem translocation of storage nitrogen in apples
Physiol. Plant 25, 407
- TUBBS, F.R. (1966): Tree size control through dwarfing rootstocks
Proc. XVII Intern. Hort. Congr. Vol. III, 43-56
- TUKEY, H.B. (1964): Dwarfed Fruit Trees
MacMillan, New York
- TURCK, H. (1967): Der Aufwuchs an Obstgehölzen in den Baumschulen
Erwerbsobstbau, 2, 56-58
- VISSER, T. (1970): The relation between growth, juvenile period and fruiting of apple seedlings and its use to improve breeding efficiency
Euphytica 19, 293
- VYVYAN, M.C. (1955): Ann. Bot. 19, 401-23
- VYVYAN, M.C., MAGGS, P.H. (1954): Progress in the study of rootstock, scion interaction
Rep. E. Malling Res. Sta. for 1953 (1954)
- WEATHERLEY et al. zit. aus DELVIN, R.M. (1967): Plant Physiology
New York

- WELLER, F. (1965): Einige Beobachtungen über Durchwurzelung des Bodens in Abhängigkeit von Unterlage und Edelsorte
Erw.Obstb. 7, 165, 69
- ZIMMERMANN, M.H. (1971): Path and directions of transport
aus: Trees, structures and function
Springer, Berlin-Heidelberg-New York
- ZIMMERMANN, R.H. (1971): Flowering in crabbapple seedlings:
Methods of shortening the juvenile phase
J.Amer.Soc.Hort.Sci. 96, 404
- ZWINTZSCHER, M. (1964): Ein Versuch zur Verkürzung der juvenilen
Phase junger Obstgehölze
Physiol. Probleme im Obstbau, Tagungsber. Pillnitz

			Zwischenveredlung				F-Test		
			XI	VII	IX	S			
mittlere Sproßlänge in cm	Unterl.	XI	62,7	59,0	53,1	174,8			
	u.Reis	VII	82,2	79,4	77,8	239,4	***	*	
		IX	61,8	47,0	46,4	155,2			
		S	206,7	185,4	177,3				
mittlere Trockenge- wichte in gr	Unterl.	XI	7,49	6,99	6,31	20,79			
	u.Reis	VII	10,75	7,89	7,37	26,01	*	**	
		IX	7,32	6,16	5,99	19,47			
		S	25,56	21,04	19,67				
von Blätter in %	Unterl.	XI	62,9	63,7	64,0				
	u.Reis	VII	57,2	56,0	57,6		***	-	
		IX	63,1	64,5	66,9				
		S							
von Holztrieb- pitze in %	Unterl.	XI	7,45	7,59	7,84				
	u.Reis	VII	6,56	7,83	6,36		*	-	
		IX	6,54	5,57	5,77				
		S							
von Holz der triebmitte in %	Unterl.	XI	5,09	4,99	5,27				
	u.Reis	VII	6,05	6,54	6,52		**	*	
		IX	5,48	5,26	4,58				
		S							
von Rinde der triebmitte in %	Unterl.	XI	4,73	5,01	4,96				
	u.Reis	VII	4,90	5,79	5,21		-	-	
		IX	5,12	5,01	4,28				
		S							
von Holz der triebmitte in %	Unterl.	XI	11,91	11,05	10,86				
	u.Reis	VII	14,98	15,50	16,05		**	-	
		IX	13,19	13,09	11,70				
		S							
von Rinde der triebbasis in %	Unterl.	XI	7,92	7,66	7,07				
	u.Reis	VII	10,31	8,34	8,26		-	**	
		IX	6,58	6,57	6,77				
		S							

* = statistisch gesichert $P \leq 5 \%$

** = statistisch signifikant gesichert $P \leq 1 \%$

*** = statistisch hoch signifikant gesichert $P \leq 0,1 \%$

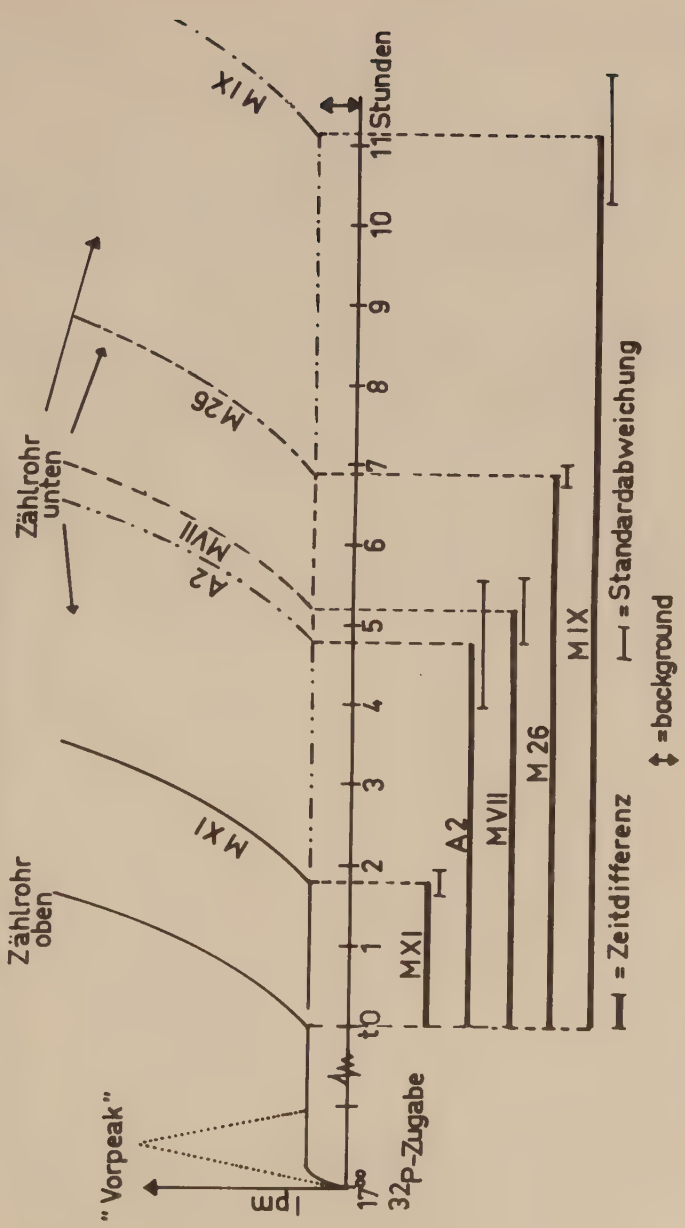
- = nicht zu sichernde Unterschiede

Tabelle 14: Verteilung der Radioaktivität in Sprossen zwischenveredelter Apfelunterlagen nach Assimilation von $^{14}\text{CO}_2$ (Untersuchungszeitraum August)

		Zwischenveredlungen			F-Test	
		XI	VII	IX	Unterl. u. Reis	Zwischenveredlungen
Radioaktivitäts- mengen in dpm x 10^6	Unterl. u. Reis XI	114	112	107	333	
	Unterl. u. Reis VII	109	110	108	327	**
	Unterl. u. Reis IX	93	92	85	266	*
		316	314	300	Summen	
Davon in den Blättern in %	Unterl. u. Reis XI	60,71	63,10	64,22		
	Unterl. u. Reis VII	65,24	64,32	65,29	*	*
	Unterl. u. Reis IX	66,13	66,00	66,65		
Davon in der Holz- triebsspitze in %	Unterl. u. Reis XI	16,41	16,15	15,61		
	Unterl. u. Reis VII	16,74	18,10	16,02	**	*
	Unterl. u. Reis IX	13,68	13,70	13,31		
Davon im Holz der Triebmitte in %	Unterl. u. Reis XI	7,35	5,84	8,03		
	Unterl. u. Reis VII	6,31	4,98	6,53	-	-
	Unterl. u. Reis IX	5,41	6,85	7,22		
Davon in der Rinde der Trieb- mitte in %	Unterl. u. Reis XI	4,16	4,58	3,97		
	Unterl. u. Reis VII	4,20	4,15	4,71	-	-
	Unterl. u. Reis IX	3,58	4,52	3,63		
Davon im Holz der Trieb- basis in %	Unterl. u. Reis XI	8,21	6,86	4,72		
	Unterl. u. Reis VII	6,51	6,34	5,86	-	**
	Unterl. u. Reis IX	7,00	5,39	5,01		
Davon in der Rinde der Triebbasis	Unterl. u. Reis XI	3,16	3,47	3,45		
	Unterl. u. Reis VII	3,00	2,11	2,96	-	-
	Unterl. u. Reis IX	4,20	3,54	4,18		

* = $P \leq 5\%$ statistisch gesichert
 ** = $P \leq 1\%$ statistisch signifikant gesichert
 - = statistisch nicht gesichert

Geschwindigkeit des basipetalen Transports im Stamm von Malus Klonen :
 Zeitdifferenzen des Auftreffens der Radioaktivitätsfront



Den Herren Professoren Dr. W. Gruppe und Dr. W. Feucht danke ich für die freundliche Überlassung des Arbeitsthemas und die geduldige Betreuung und Beratung bei der Durchführung der Untersuchungen und der Anfertigung der Dissertation.

Besonders dankbar bin ich dafür, daß ich im technisch hervorragend ausgestatteten Strahlenzentrum der J. L.-Universität arbeiten durfte. Den Herren Prof. Dr. Sattler, Dozent Dr. Seibold und Dr. Pauler danke ich für viele wertvolle Hinweise und anregende Diskussionen.

Ferner möchte ich mich bei allen Angehörigen des Strahlenzentrums und des Instituts für Obstbau für ihre stete Hilfsbereitschaft und Unterstützung bedanken.

Lebenslauf

Am 23. April 1941 wurde ich als Sohn des Landwirts Siegfried Forche und seiner Ehefrau Gerda, geb. Timm, in Königsberg/Ostpreußen geboren.

Nach der Vertreibung aus Ostpreußen wohnhaft in Mülhausen bei Kempen/Ndrh., Besuch der Volksschule ab 1947. Im Jahre 1952 Eintritt in das Gymnasium in Kempen. Wegen Umzugs nach Amern/Ndrh. 1953 Wechsel auf das Humanistische Gymnasium in Mönchengladbach. Abitur am 12. 2. 1963.

Danach 1 1/2 jähriges Praktikum auf einem landwirtschaftlichen Lehrbetrieb mit Obstanbau, abschließende Praktikantenprüfung.

1964/65 drei Semester Studium der Landwirtschaft in Berlin. Fortsetzung des Studiums in Gießen, Diplom am 11. 10. 1968.

Seit dem 1. 1. 1969 Assistent am Institut für Obstbau, Fachbereich Angewandte Biologie. In dieser Zeit vertiefte Ausbildung und Anfertigung der vorliegenden Arbeit.

Seit dem 5. 6. 1969 verheiratet mit Annamarie Forche, geb. Drewes. Am 15. 9. 1970 wurde unser Sohn Jasper geboren.

